

**Die Nematoden des Breitenbachs –
Struktur, Dynamik und mögliche Funktion im
Ökosystem eines Mittelgebirgsbachs**

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Heino Christl

aus Frankfurt am Main

Marburg/Lahn 2008

There's a worm at the bottom of the stream bed
And his name is Wiggly Woo
There's a worm at the bottom of my stream bed
And all he seems to do
Is wiggle all day...
And wiggle all night
And the microbes say "What a terrible sight!"
There's a worm at the bottom of my stream bed
And his name is Wiggly Woo.

There's a worm at the bottom of the stream bed
And his name is Wiggly Woo
There's a worm at the bottom my stream bed
And all that he can do -
Is wiggle all night...
And wiggle all day...
And wiggle wiggle wiggle the day away;
There's a worm at the bottom of the stream bed
And his name is Wiggly Woo

Nursery rhyme from Moritz' school, slightly adapted (three words changed)
Copyright status unknown

Vom Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg als Dissertation

am 30.04.2008 angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. Peter Zwick
Zweitgutachter Prof. Dr. Walter Traunspurger

Tag der mündlichen Prüfung am 08.05.2008

Danksagung

Meinen Eltern danke ich, dass sie mir das Studium ermöglicht haben.

Prof. Peter Zwick danke ich für die Überlassung des herausfordernden Themas und für seine anhaltende Unterstützung.

Mein herzlicher Dank gilt auch:

Allen Mitarbeitern der Limnologischen Flusstation für eine sehr gute Arbeitsatmosphäre;

Der Max-Planck - Gesellschaft für ein dreijähriges Doktorandenstipendium;

Dr. Andreas Overhoff für zahlreiche anregende und ermutigende Diskussionen um Extraktionsverfahren und Hilfe bei meinen ersten Bestimmungsversuchen;

Dr. Franz Riemann für wertvolle Informationen betreffs Ernährungsökologie und Exoenzymbildung durch Nematoden und vor allem für die Kopie seiner *Monhystera* s.l. – Kartei;

Dr. Mike Hodda für den entscheidenden Tipp, es doch mal mit Ludox® zu versuchen

Dr. Paul Neumann danke ich, dass er mich dazu ermutigte, selbst zu programmieren und dafür, dass er die essentielle Voraussetzung in Form einer Schnittstelle zum Digitalisierbrett gleich selbst programmierte;

Den Praktikanten und Praktikantinnen, vor allem aber unseren unermüdlichen FÖJ-lerinnen, danke ich herzlich für die vielen Stunden, die sie mit der nicht gerade spannenden Fleißarbeit des "Nematoden aus Extrakten herausuchen" verbracht haben, allen voran Julia Straube, Steffi von Fumetti, Dagmar Hensel und Anke Schmunk.

Dr. Björn Hendel danke ich für Hilfe beim Prioritäten setzen, bei den Messungen des Phospholipidgehalts, für ausgezeichnete Stimmung beim weltbesten Capuccino und Unterstützung aller Art.

Dr. Michael Obach gilt mein Dank für die versuchsweise Einspeisung einer Teilmenge der vorhandenen Daten in eine von ihm programmierte neuronale Netzwerkssimulation;

Dr. Hans-Heinrich Schmidt für die Temperatur- und Abflussdaten des Untersuchungszeitraumes.

Dr. Jochen Fischer für eine Einweisung in die Nutzung des Laser-Partikelzählers der Gesamthochschule Kassel (GHK), Abt. Siedlungswasserwirtschaft;

Dr. Klemens Ekschmidt gab hilfreiche Hinweise zur Entwicklung des Bestimmungsmakros mit Glockenkurve und zu Interferenzen bei der Abschätzung der Generationszeiten.

Dr. Udo Hommen verdanke ich einen vergleichsweise glatten Einstieg in die multivariate Statistik, einige Analysen des Materials, die ich nicht hinbekommen hätte, und nicht zuletzt wertvolle Kommentare zu den statistischen Teilen des Manuskripts.

Dr. D. Hope verdanke ich, dass er mir eine frühe Version des durch Rosanne D'Aprile Johnson aus dem Russischen übersetzten Manuskripts von Tsalolikhin 1983 zur Verfügung stellte.

Vielen alten Hasen danke ich, dass sie im Rahmen von nematologischen Treffen bereitwillig die Schutzhülle vom Mikroskop genommen und Individuen nachbestimmt haben, bei denen ich unsicher war oder die ich gar nicht kannte, allen voran Dr. Tom Bongers und Dr. Andreas Overhoff, weiterhin Dr. Dietrich Blohme, Pieter Loof, Prof. Walter Sudhaus, Dr. Dieter Sturhan und Prof. Walter Traunspurger; letzterem danke ich auch sehr, dass er sich als Gutachter und Prüfer zur Verfügung gestellt hat.

Lavinia und Moritz danke ich für Geduld mit ihrem zerstreuten Vater und meiner Frau danke ich, dass sie trotzdem zu mir gehalten hat!

1 Abstract

The nematodes of the Breitenbach – community structure, dynamics and potential function in the ecosystem of a first-order submountain stream

Heino Christl (2008) Doctoral Thesis; Marburg/Lahn

Free-living nematodes inhabiting the sediments of the Breitenbach stream were investigated from 1992 until 1995. The Breitenbach is a submontaneous 1st-order stream in Eastern Hesse, Germany. The study aimed to generate an inventory of free-living nematode species, determining their abundance, the composition of the communities and their fluctuation in space and time in relation to selected biotic and abiotic environmental variables. Furthermore data on the number of generations per year, biomass and production were required to allow a comparison with the respective data of other organism groups in the Breitenbach as well as with the corresponding literature data from different aquatic communities.

The investigated sediment generally ranged between sand and fine gravel, the organic matter content ranged between 0.27 and 6.7% of fresh sediment weight, and the discharge ranged between 2 and 386 L/sec in the period of the study.

With all tested extraction methods the presence of fine detritus in the extracts proved to impede recovery of the nematodes. For the Breitenbach sediment, the most suitable method was a flotation technique using diluted Ludox® as the extraction medium. When an aqueous magnesium sulphate solution was used as the medium, only one third to half of the nematode abundance was recovered compared to Ludox®. Furthermore some samples were processed repeatedly, again using Ludox® as the extraction agent. The first run recovered only between 48% and 82% of those numbers obtained from four runs, indicating that the extraction method is not rigorously quantitative even when the most efficient extraction agent is used.

Using the available identification keys, the majority of adult Monhysterida proved to be indeterminable. The dominant species was new to science, *Eumonhystera breitenbachi* n. sp. Even with specimens that apparently belonged to known species, the identification process was cumbersome and prone to errors, particularly since there are both inconsistencies within the keys and disagreements between different keys. In order to obtain more reliable and reproducible identification results, a computerized polytomous identification system was developed as an Excel macro that was linked to the digitising tablet and the microscope. This allowed instant comparison of all measured morphometric parameters with literature data. This system was extended by an Index-System, assuming unimodal distribution of morphometric characters, which enables the user to examine complete data bases automatically.

The Breitenbach sediments were inhabited by an abundant and diverse nematode community. 241 taxa were recorded; of these 53 were generally aquatic species, another 98 species are considered to be amphibious and the rest of 90 species are classified as terrestrial.

However, the steady and dominant species generally were the aquatic ones. The average abundance was determined to be 51 Individuals per millilitre sediment (3 – 787 ind./mL), corresponding to a density of ca $2.55 \cdot 10^6/\text{m}^2$. Abundances could vary between replicates by an order of magnitude. No clear seasonality could be detected, but there were consistent differences between sampling areas along the stream. Summarizing abundance data are displayed in tables and for the important species also in charts.

Abundances were affected by a winter flood event in the lower reach, less distinctly in the central and upper reach. However, composition of the nematode community changed in all three sampling areas, particularly the abundance and contribution of monhysterids decreased after the flood, whereas the populations of large Triplonchida and Enoplida remained more stable and hence their relative contribution increased. These changes partly coincided with distinct changes in the abiotic sediment parameters.

Ordination analysis revealed patterns in the community and allowed both the effects to be visualized and the influence of measured environmental variables to be quantified. 34 to 60% of the total variance could be captured in the first four axes (indirect methods). When latent variables were constrained to linear combinations of measured environmental variables (direct, constrained method) 17 to 30% of the total variance was captured as species-environment interaction (and used in the model) whereas 29 to 41% of the variance was allotted to the covariable sampling date. These results that were in part highly significant show that there are links between abiotic parameters and the composition of the community, but also that there must be further environmental variables that have an effect on the nematode community but that were not measured. From the environmental variables that were measured the sediment grain size (median) showed the strongest link with the latent variables, followed by water content and content of organic matter. Also the amount of very fine mineral particles (less than 5 μm) and the microbial activity in the sediment had effects on the composition of the nematode community, however these links were less pronounced than expected.

R-strategic bacterial feeders dominated in the Breitenbach in terms of abundance, whereas in terms of biomass larger and K-strategic species were dominant. Generation times ranged between 23 and 365 days, some longer ones were directly observed but the majority was allometrically estimated. This corresponds to 1 – 17 generations per year, although the upper margin of this range contains considerable uncertainty. Nematode biomass (standing stock) was approximately 0.45 g fresh weight per square meter and the production was estimated to be 0.6 g carbon per square-meter and year.

Nematodes convert microscopic bacterial biomass into macroscopic animal tissue. It was therefore assumed that they might act as an important link between bacterial production and the production of higher trophic levels, as has been demonstrated for marine meiobenthic communities. However, the Breitenbach data on biomass and production indicate that this pathway in the trophic net of the sediment is quantitatively only of minor importance: The nematode biomass- and production values were by far too low compared to the values determined for bacterial and macrozoobenthic biomass and production; these were more than an order of magnitude higher compared to those of the nematodes.

Further functions the nematodes might have in the benthic community such as generating hot spots of increased bacterial production or producing rare exoenzymes are discussed, although it was not the aim of this study to test these hypotheses. However, observations from this study indicate that links between nematodes and other biota tend to be bidirectional, i.e. nematodes can predate on ciliates, but at the same time become prey of ciliates. This type of bidirectional interaction appears not to be an exception, but the rule, and the same could apply to the majority of interactions between nematodes and other organisms.

2 Inhaltsverzeichnis

1	Abstract	4
2	Inhaltsverzeichnis	6
3	Einleitung	21
4	Sektion A: Untersuchungsgebiet, Extraktion von Nematoden aus Sediment, sonstige Methoden und nachgeordnete Aspekte	23
4.1	Material und Methoden	23
4.1.1	Allgemeine Probencharakterisierung	23
4.1.1.1	Untersuchungsgebiet	23
4.1.1.2	Probenstellen	23
4.1.1.3	Zeitraum der Probennahme	25
4.1.1.4	Entnahmemethodik	25
4.1.2	Abiotische Parameter	26
4.1.2.1	Standard - Wasserparameter	26
4.1.2.2	Wasserschüttung - Ergänzung fehlender Messwerte	26
4.1.2.3	Sedimentparameter	27
4.1.2.3.1	Korngrößen	28
4.1.2.3.2	Organische Substanz	29
4.1.2.4	Phospholipidbestimmung:	29
4.1.3	Extraktionsverfahren	31
4.1.3.1	Vorversuch: Sedimentationsgeschwindigkeit	31
4.1.3.2	Baermanntrichter	32
4.1.3.3	Whitehead-Hemming-Tray	32
4.1.3.4	Spülen, Dekantieren und Sieben	33
4.1.3.4.1.1	Sieben und Dekantieren (nach Overhoff)	33

4.1.3.4.1.2	Elutriation	34
4.1.3.5	Flotation und Zentrifugation.....	34
4.1.3.6	Kombinationsverfahren	37
4.1.3.7	Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen	37
4.1.3.8	Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten	38
4.1.4	Fixierung und Herstellen von Dauerpräparaten	39
4.1.5	Berechnung von Volumen - Oberfläche individueller Nematoden.....	40
4.1.6	Hälterungs-Versuche	41
4.2	Ergebnisse	43
4.2.1	Allgemeine Probencharakterisierung	43
4.2.2	Abiotische Parameter	43
4.2.2.1	Temperatur und Schüttung	43
4.2.2.2	Dicke der oxischen und anoxischen Schicht (Ergebnisse des Nageltests).....	44
4.2.2.3	Korngrößen - Herleitung der Kenngrößen, bezogen auf das Volumen und auf die Zahl der Partikel	45
4.2.2.4	Die Sedimente an den Probenstellen im Jahreslauf.....	48
4.2.2.4.1	Oberlauf	49
4.2.2.4.2	Mittellauf	50
4.2.2.4.3	Unterlauf	52
4.2.2.5	Kreuzkorrelationen zwischen den Sedimentparametern / Umweltvariablen	55
4.2.3	Extraktionsverfahren	57
4.2.3.1	Sedimentationsgeschwindigkeiten	57
4.2.3.2	Extraktionseffizienz verschiedener Verfahren	60
4.2.3.3	Kombinationsverfahren	62
4.2.3.4	Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen	62
4.2.3.5	Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten (MgSO ₄ -Lösung und Ludox-Suspension) .	69
4.2.4	Besiedlungsdichten.....	71
4.2.5	Hälterungs-Versuche	72

4.3	Diskussion	74
4.3.1	Allgemeine Verfahren und Probencharakterisierung	74
4.3.1.1	Witterung und Hochwässer	74
4.3.1.2	Entnahmemethodik	74
4.3.2	Abiotische Parameter	75
4.3.2.1	Allgemeine Diskussion	75
4.3.2.2	Korngrößen - Vereinigung der Datensätze verschiedener Methoden	75
4.3.3	Extraktionsverfahren	76
4.3.3.1	Diskussion Baermanntrichter	76
4.3.3.2	Whitehead-Hemming-Tray (W-H-Tray, WHT)	77
4.3.3.3	Diskussion Elutriationsverfahren	77
4.3.3.4	Diskussion Flotations-Zentrifugation	78
4.3.3.5	Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen für eine normalisierte Auswertung aller Proben	80
4.3.3.6	Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten	81
4.3.3.7	Diskussion der ermittelten Abundanzen im Bezug auf Literaturwerte	82
5	Sektion B: Computergestützte Bestimmung nach morphometrischen Daten	86
5.1	Material und Methoden	86
5.1.1	Bestimmungsliteratur	86
5.1.1.1	Bestimmung	87
5.1.1.2	Vermessung morphometrischer Parameter	88
5.1.1.3	Computergestützte Bestimmung unter Verwendung morphometrischer Parameter (Monhysteridae, teilweise Plectidae)	93
5.1.1.4	Funktionsweise des polytomen elektronischen Bestimmungsschlüssels	95
5.1.1.5	Aufbau der Artbeschreibungs-Datenbank	100
5.1.1.6	Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit	100
5.2	Ergebnisse	101
5.2.1	Bestimmungsergebnisse	101
5.2.1.1	Einleitung	101

5.2.1.2	Visuelle Überprüfung publizierter dichotomer Bestimmungsschlüssel mittels Punktwolkendarstellungen.....	101
5.2.1.3	Ergebnisse mit Hilfe des Computerbestimmungsschlüssels	106
5.2.1.4	Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit	107
5.2.1.5	Zuordnung juveniler Tobriliden	109
5.2.2	Morphometrische Charakterisierung ausgewählter Arten.....	110
5.2.2.1	Monhysteridae spp.....	110
5.2.2.1.1	Monhystera spp.	110
5.2.2.1.2	Monhystera paludicola	111
5.2.2.1.3	Monhystera sp. 2	112
5.2.2.1.4	Monhystera sp. 3	113
5.2.2.1.5	Monhystera sp. 4	114
5.2.2.1.6	Monhystera sp. 5	115
5.2.2.1.7	Monhystera sp. 6	115
5.2.2.1.8	Monhystrella spp.	118
5.2.2.1.9	Monhystrella aff. macrura (=sp. 1).....	118
5.2.2.1.10	Monhystrella sp. 2	119
5.2.2.1.11	Monhystrella sp. 3	120
5.2.2.1.12	Monhystrella sp. 4	121
5.2.2.1.13	Eumonhystera spp.	124
5.2.2.1.14	Eumonhystera dispar	124
5.2.2.1.15	Eumonhystera vulgaris	125
5.2.2.1.16	Eumonhystera platylabialis Christl, in Vorb. n.sp.....	126
5.2.2.1.17	Eumonhystera megamphida Christl, in Vorb. n.sp.....	127
5.2.2.1.18	Eumonhystera filiformis	127
5.2.2.1.19	Eumonhystera sp. 7	128
5.2.2.1.20	Eumonhystera sp. 8	129
5.2.2.1.21	Eumonhystera cf. longicaudatula	130
5.2.2.1.22	Eumonhystera breitenbachi Christl, in Vorb. n.sp.	131
5.2.2.1.23	Eumonhystera pseudobulbosa	132
5.2.2.1.24	Eumonhystera aff. similis	133
5.2.2.1.25	Eumonhystera simplex	134

5.2.2.1.26	<i>Eumonhystera longicaudatissima</i> Christl, in Vorb. n.sp.	134
5.2.2.2	Xyalidae.....	138
5.2.2.2.1	<i>Theristus agilis</i>	138
5.2.2.3	Plectidae.	139
5.2.2.3.1	<i>Plectus aquatilis</i>	139
5.2.2.3.2	<i>Plectus exinocaudatus</i>	140
5.2.2.3.3	<i>Plectus geophilus</i>	141
5.2.2.3.4	<i>Plectus minimus</i>	142
5.2.2.3.5	<i>Plectus parvus</i>	143
5.3	Diskussion	144
5.3.1	Abgrenzung taxonomischer Einheiten mittels Morphometrie	144
5.3.1.1	Beschreibende Statistik morphometrischer Merkmale.....	145
5.3.1.2	Gattungsdefinitionen	146
5.3.1.3	Visuelle Überprüfung publizierter dichotomer Bestimmungsschlüssel mittels Punktwolkendarstellungen.....	148
5.3.1.4	Alternative Optionen zur Abgrenzung von taxonomischen Einheiten	148
5.3.1.5	Spezifität und Selektivität des Bestimmungsmakroprogrammes	150
5.3.1.6	Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit	153
5.3.2	Taxonomische Auflösung	154
6	Sektion C: Die Ökologie der Nematoden im Breitenbach	156
6.1	Material und Methoden	156
6.1.1	Abundanzen und Umweltvariablen.....	156
6.1.2	Datentransformation.....	156
6.1.3	Frequenzhistogramme	157
6.1.4	Univariate statistische Auswertung und Indices	157
6.1.5	Multivariate statistische Auswertung.....	158
6.1.5.1	Einführung in das Prinzip von Ordinationsanalysen	158
6.1.5.1.1	Lineare und unimodale Modelle.....	160
6.1.5.1.2	Indirekte und direkte Methoden	161
6.1.5.1.3	Partielle Analyse und supplementäre Variablen.....	162
6.1.5.1.4	Interpretation der Ergebnisse.....	163

6.1.5.1.5	Sequenz von Analysen für diese Studie	164
6.1.6	Umweltvariablen, die mit Nematodenabundanzen in Beziehung gesetzt wurden	167
6.1.7	Taxonomische Auflösung bei der statistischen Interpretation	168
6.1.8	Verwendete statistische Software	168
6.1.9	Ernährungstypen	170
6.1.10	Berechnung der Biomasse individueller Nematoden, Abschätzung der Zahl der Generationen und ihres Beitrags zur Produktion	170
6.1.11	Analyse der Nematodengemeinschaft des Breitenbaches in zeitlich-räumlicher Verteilung	171
6.2	Ergebnisse	172
6.2.1	Arten im Sediment des Breitenbaches	172
6.2.2	Ergebnisse der Wasserpflanzenproben	182
6.2.3	Quantitative Ergebnisse der Sedimentproben	183
6.2.4	Zusammenhänge zwischen Sedimenttypen und Nematodenabundanz ..	186
6.2.5	Verteilung ausgewählter Arten im Sediment des Breitenbaches - Analyse der Nematodengemeinschaft des Breitenbaches in zeitlich-räumlicher Verteilung	186
6.2.5.1	Zeitlich-räumliche Verteilung der Gesamtabundanz	187
6.2.5.2	<i>Ironus tenuicaudatus</i>	189
6.2.5.3	<i>Alaimidae</i>	192
6.2.5.4	<i>Prismatolaimus</i> sp. 4	194
6.2.5.5	<i>Epitobrilus allophysis</i>	197
6.2.5.6	<i>Semitobrilus pellucidus</i>	200
6.2.5.7	<i>Tripyla</i> spp.	204
6.2.5.8	<i>Dorylaimidae</i>	206
6.2.5.9	<i>Ethmolaimus pratensis</i>	209
6.2.5.10	<i>Achromadora micoletzkyi</i>	212
6.2.5.11	<i>Monhysteridae</i>	214
6.2.5.12	<i>Monhystera</i>	216
6.2.5.13	<i>Monhystera paludicola</i>	218
6.2.5.14	<i>Monhystera</i> sp. 2	223
6.2.5.15	<i>Monhystera</i> sp. 3	225
6.2.5.16	<i>Monhystera</i> sp. 4	227

6.2.5.17	Monhystera sp. 6	229
6.2.5.18	Monhystrella.....	232
6.2.5.19	Monhystrella aff. macrura	232
6.2.5.20	Monhystrella sp. 2	234
6.2.5.21	Eumonhystera	236
6.2.5.22	Eumonhystera breitenbachi (= E. sp. 18)	236
6.2.5.23	Eumonhystera dispar	243
6.2.5.24	Eumonhystera filiformis.....	245
6.2.5.25	Eumonhystera vulgaris	247
6.2.5.26	Eumonhystera sp. 7	250
6.2.5.27	Eumonhystera sp. 8	253
6.2.5.28	Theristus agilis.....	253
6.2.5.29	Aphanolaimus aquaticus.....	255
6.2.5.30	Plectus aquatilis	258
6.2.5.31	Plectus exinocaudatus.....	261
6.2.5.32	Cephalobidae spp.....	264
6.2.5.33	Criconematidae spp.	266
6.2.5.34	Helicotylenchus spp.....	268
6.2.5.35	Tylenchidae	270
6.2.5.36	Coslenchus spp.	274
6.2.5.37	Aglenchus agricola	274
6.2.5.38	Nagelus spp.	277
6.2.5.39	Rhabditidae spp.	277
6.2.6	Analyse der Muster innerhalb der Nematoden-Lebensgemeinschaften.	279
6.2.6.1	Artzahlen in Raum und Zeit, Diversität und Eveness	279
6.2.6.2	Indices – Diversität, Ähnlichkeit und Eveness.....	281
6.2.6.3	Indices – Maturity Index	283
6.2.6.4	Ergebnisse der multivariaten Analysen der Nematodengemeinschaft	284
6.2.6.4.1	Indirekte Analysen (PCA, CA) und nachgeschaltete Analysen	286
6.2.6.4.2	Direkte Methoden: Redundancy Analysis (RDA) und Canonical Correspondence Analysis (CCA)	301

6.2.7	Anzahlen, Biomasse, Generationszeiten und Produktion pro Probenstelle	315
6.2.7.1	Ermittlung der artspezifischen Zahl der Generationen pro Jahr zur Produktionsberechnung	315
6.2.7.2	Berechnung von Biomasse und Produktion:	317
6.2.8	Zusammenfassende Analyse der Nematoden-Lebensgemeinschaft	322
6.2.8.1	Interaktionen mit anderen Organismen	322
6.2.8.2	Aquatisch oder terrestrisch?	325
6.2.9	Abschätzung der quantitativen trophischen Rolle der Nematoden im Sediment.....	327
6.3	Diskussion	330
6.3.1	Artinventar lotischer Nematoden-Lebensgemeinschaften	330
6.3.1.1	Altersstruktur der Nematodengesellschaft	333
6.3.1.2	Zuordnung Juveniler - Berechnungsunterschiede bei den Dominanzen	334
6.3.1.3	Zahl der ausgewerteten Proben - relative oder absolute Abundanzen	334
6.3.2	Nematoden in Zeit und Raum	335
6.3.2.1	Zeitliche Muster und Generalisierungen	335
6.3.2.2	Räumliche Muster	336
6.3.2.3	Aquatisch oder terrestrisch?	337
6.3.2.4	Ernährungstypen.....	339
6.3.3	Univariate statistische Auswertung und Indices	340
6.3.3.1	Hochwässer als Jungbrunnen? Diskussion der Ergebnisse im Zusammenhang mit dem Maturity-Index (MI)	341
6.3.4	Diskussion der Ergebnisse multivariater Analysen.....	344
6.3.4.1	Stärken und Schwächen der verwendeten Ordinationsanalyseverfahren	345
6.3.4.2	Taxonomische Auflösung bei der statistischen Analysen	348
6.3.4.3	Repräsentativität der analysierten Proben	348
6.3.4.4	Testen der Hypothesen und Interpretation der Ergebnisse der multivariaten Analysen.....	350
6.3.5	Abschätzung von Generationszeiten, Biomasse und Produktion.....	355
6.3.5.1	Diskussion der Bestimmung der Generationszeiten.....	355

6.3.5.2	Produktionsberechnungen in der Literatur	358
6.3.5.3	Diskussion der ermittelten Produktion	360
6.3.6	Die trophische Rolle der Nematoden im Sediment	361
6.3.6.1	Strategien bakterienfressender Nematoden	363
6.3.6.2	Direkte Nutzung von gelöstem organischen Material durch Nematoden.....	365
6.3.6.3	Carnivore und Omnivore	366
6.3.6.4	Nematoden als Beutetiere.....	366
7	Zusammenfassung	370
8	Literaturverzeichnis.....	372
9	Lebenslauf	402

Verzeichnis der Tabellen

Tab. 1:	Projektphasen	25
Tab. 2:	Verwendete Dichten bei vier Flotations-Dichte-zentrifugationsverfahren	36
Tab. 3:	Extraktionsverfahren: Übersicht der 105 quantitativ ausgewerteten Proben,.....	36
Tab. 4:	Anteile mineralischer Fraktionen an den untersuchten Proben (n=48)	48
Tab. 5:	Test auf Kreuzkorrelationen zwischen verschiedenen Sedimentparametern.....	56
Tab. 6:	Auflistung der verwendeten Abkürzungen:	59
Tab. 7:	Extraktionseffizienz: Anzahl der Nematoden in klassifizierten Parametern, auf die hin die Unterschiede zwischen Magnesiumsulfat und Ludox bzgl. der Extraktionseffizienz untersucht wurden.....	62
Tab. 8:	Zufallszuordnung zur Faktorenberechnung und Kontrolle.....	67
Tab. 9:	Extraktions-Effizienz der Haupt- Extraktionsverfahren pro taxonomische Gruppe....	69
Tab. 10:	Redundanzanalyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionslösungen	70
Tab. 11:	Zusammenfassung über teilweise erfolgreiche Hälterungs-Versuche	73
Tab. 12:	Extraktionsverfahren: Übersicht der in anderen Studien gefundenen Besiedlungsdichten	84
Tab. 13	Liste der verwendeten Kürzel für vermessene morphometrische und qualitative Parameter (Reihenfolge wie in Datenbank)	91
Tab. 14:	Bestimmungssicherheit - Übereinstimmungsziffern der Computerbestimmung.....	106
Tab. 15:	Aufteilung der juvenilen Individuen mit einem $a > 35$ (schlanke Arten)	108
Tab. 16:	Aufteilung der juvenilen Individuen mit einem $a \leq 35$ (plumpe und intermediäre Arten)	108

Tab. 17: (folgende Seite:) <i>Monhystera</i> spp. - Übersicht der wichtigsten morphometrischen Merkmale	116
Tab. 18: <i>Monhystrella</i> spp. (folgende Seite) Übersicht wichtiger morphometrischen Merkmale	122
Tab. 19: <i>Eumonhystera</i> spp. I (folgende Seite:) Morphometrische Merkmale größerer Arten	135
Tab. 20: <i>Eumonhystera</i> spp. II (Übernächste Seite:) Morphometrischer Merkmale kleinerer Arten.....	135
Tab. 21: Verwendete indirekte und direkte sowie lineare und unimodale Verfahren.....	162
Tab. 22: Übersicht über die näher analysierten Umweltvariablen (Sedimentparameter, Raum und Zeit)	167
Tab. 23 Für CANOCO vergebene Kürzel der zu 99 Taxa zusammengefassten Abundanzdaten	169
Tab. 24: Ernährungstypen freilebender Nematoden, nach Traunspurger 1997a.....	170
Tab. 25: Anordnung der im Breitenbach nachgewiesenen Familien nach de Ley et al., 2004	172
Tab. 26: Liste der in Sedimentproben gefundenen Arten und ihre Gesamtabundanz.....	174
Tab. 27: Quantitativ ausgewertete Wasserpflanzenproben	182
Tab. 28: Definition der Dominanzklassen (nach Palissa & Klimt 1979)	185
Tab. 29 Erklärte Varianz von PCA- und CA-Analysen für verschiedene Nematodendatensätze	289
Tab. 30 Farbkennzeichnung der Korrelationskoeffizienten und Signifikanzen der folgenden Tabellen.....	292
Tab. 31 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores). 46 Proben .	293
Tab. 32 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores) : 94 Proben .	293
Tab. 33 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA: 90 Proben, ohne Ausreißer .	298
Tab. 34 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores), nur Unterlauf	300
Tab. 35 Direkte Methoden RDA und CCA: Übersicht über die erfasste Varianz pro Achse	302
Tab. 36 1. Schritt der CCA mit forward selection für 10 Umweltvariablen inkl. ORT.....	304
Tab. 37 2. Schritt der CCA mit forward selection für 10 Umweltvariablen inkl. ORT.....	305
Tab. 38 Ergebnis der forward selection aus 10 Umweltvariablen	305
Tab. 39 Forward selection, 7 env. var., Schritt 1 (CCA) Erklärbare Varianz pro Variable) .	306
Tab. 40 Forward selection, 7 env. Var., Schritt 1 (RDA) Erklärbarer Varianz pro Variable)	306

Tab. 41 Forward selection, 7 env. Var., Schritt n: Finale Varianz pro Variable), n = 46.....	306
Tab. 42 Forward selection, Schritt n (Endgültige Reihenfolge der Variablen), n = 42, ohne Ausreißer.	312
Tab. 43: Anteile der Unterordnungen an der Abundanz und Biomasse pro Bachabschnitt...	318
Tab. 44: Anteile der Unterordnungen an der Produktion pro Bachabschnitt.....	318
Tab. 45: In Tab. 46 verwendete Abkürzungen für die Taxa	319
Tab. 46 Relative Anzahlen und Biomassen der häufigsten Arten oder Gattungen in Raum und Zeit.	320
Tab. 47: Sedimentbesiedlung terrestrischer und aquatischer Gruppen vor und nach Hochwasser	326
Tab. 48 Übersicht quantitativer Ergebnisse (alle Taxa) nach Probenstelle und Zeitabschnitt	327

Verzeichnis der Abbildungen

Abb. 1: Das Breitenbachtal mit den Probenstellen.	24
Abb. 2: Tagesmittelwerte der Wasserschüttung, Juli 1994 bis Juli 1995.	43
Abb. 3: Korngrößen-Summenkurven dreier ausgewählter Proben mit eingezeichneten Perzentilen.....	45
Abb. 4: Volumina und Partikelzahlen der differenzierten Größenklassen in Probe 375.	47
Abb. 5: Sedimentcharakteristika im Oberlauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995	49
Abb. 6: Sedimentcharakteristika im Mittellauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995	51
Abb. 7: Sedimentcharakteristika im Unterlauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995	53
Abb. 8: Korrelation zwischen dem Wassergehalt der Proben und dem Anteil der kleinsten gravimetrisch differenzierten mineralischen Fraktion (Partikel unter 180 µm Durchmesser); n = 48.....	54
Abb. 9: Korrelation zwischen Organischem Gehalt [%] und mikrobieller Aktivität, gemessen als Phospholipidgehalt (als nmol GlyP / g WW); n = 48.....	55
Abb. 10 Zusammenhang zwischen zwei Korngrößenparametern, der auf Volumen basierenden Median und dem auf Partikelzahl basierenden Anteil von Partikeln < 180 µm (n = 48)	56
Abb. 11: Sedimentationsdauer organischer und mineralischer Partikel.	58
Abb. 12: Vergleich verschiedener Extraktionsverfahren einer Serie von Vorversuchen.	61
Abb. 13: Gesamtextraktionseffizienz nach Größenklassen - Vergleich Magnesiumsulfat gegen Ludox	63

Abb. 14: Vergleich Magnesiumsulfat zu Ludox – Verhältnis zwischen Körperlänge und Oberflächen-Volumen –Verhältnis (einzelne herausragende Gruppen markiert), Abkürzungen siehe Tab. 6.	64
Abb. 15: Extraktionseffizienz nach Oberflächen-Volumen-Verhältnis.	65
Abb. 16: Extraktionseffizienz für systematische Gruppen: Vergleich Magnesiumsulfat gegen Ludox	66
Abb. 17: Extraktionseffizienz für systematische Gruppen: Vergleich Ludox + Whitehead-Hemming-Tray	66
Abb. 18: Extraktions-Koeffizient (Kehrwert der Extraktionseffizienz, als möglicher Umrechnungsfaktor für jede systematische Gruppe), zur Kompensation der unterschiedlichen Extraktionseffizienz.	68
Abb. 19: Darstellung der Ergebnisfunktion in Abhängigkeit von den vorgegebenen Werten: 99	
Abb. 20: Dichotome Differenzierung <i>Monhystera</i> : Körperlänge und relative Amphidenposition	103
Abb. 21: Differenzierung <i>Eumonhystera</i> : Vulvastrecke/Schwanzlänge und relative Amphidenposition	103
Abb. 22: Differenzierung <i>Eumonhystera</i> : Vulvastrecke/Schwanzlänge und relative Labial-Seta-Länge	104
Abb. 23: Differenzierung <i>Eumonhystera</i> : Vulvastrecke/Schwanzlänge und relative Schwanzlänge.....	105
Abb. 24: Differenzierung <i>Eumonhystera</i> und <i>Monhystrella</i> : Relative Vulvapositionen V und V'.	105
Abb. 25: Morphometrische Differenzierung juveniler Tobriliden (<i>E. allophysis</i> und <i>S. pellucidus</i>).....	109
Abb. 26: Lineares Response-Modell (links) und unimodales Response-Modell (rechts).....	160
Abb. 27 Anteile limnischer, amphibischer und terrestrischer Taxa im Bachlängslauf, differenziert.....	181
Abb. 28: Nematoden-Gesamtabundanz pro Probenstelle im Jahreslauf	184
Abb. 29: <i>Ironus tenuicaudatus</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	191
Abb. 30: <i>Prismatolaimus</i> sp. 4 - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	196
Abb. 31: <i>Epitobrilus allophysis</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf.....	199
Abb. 32: <i>Semitobrilus pellucidus</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	203
Abb. 33: <i>Dorylaimus</i> sp. sowie Juvenile der Familie – Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	208
Abb. 34: <i>Ethmolaimus pratensis</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	211

Abb. 35: Regressionsgerade des Phospholipidgehalts und der Abundanzen der Monhysteridae	216
Abb. 36: <i>Monhystera paludicola</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf (Juvenile aller Arten!)	220
Abb. 37: <i>Monhystera</i> sp. 2 - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf (Juvenile aller Arten!)	224
Abb. 38: <i>Eumonhystera breitenbachi</i> – Histogramm der Körperlängen (Gesamtpopulation).	240
Abb. 39: <i>Eumonhystera breitenbachi</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf.....	241
Abb. 40: <i>Eumonhystera breitenbachi</i> – Verteilung der Stadien im Jahreslauf (im Mittellauf)	242
Abb. 41: <i>Eumonhystera vulgaris</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf.....	249
Abb. 42: <i>Aphanolaimus aquaticus</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	257
Abb. 43: <i>Plectus aquatilis</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	260
Abb. 44: <i>Plectus exinocaudatus</i> - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf	263
Abb. 45: Regressionsgeraden der Abundanzen der Criconematiden (nicht logarithmiert) ...	268
Abb. 46: Regressionsgerade des logarithmierten Phospholipidgehalts (als Maß für mikrobielle Aktivität) und der logarithmierten Abundanzen der Tylenchidae;	272
Abb. 47: Artensättigungskurven pro Bachabschnitt: Kumulative Artenzahlen probenweise.	280
Abb. 48: Diversitäts- und Ähnlichkeitsindices pro Bachabschnitt : Diversitätsindices der verschiedenen Bachabschnitte (Längsverlauf) a) Individuenzahl, b) Artenzahl, c) Gleichförmigkeit (Eveness), d) Diversitätsindices und e) Ähnlichkeitsindices (% Übereinstimmung).	282
Abb. 49: Shannon-Weaver Indices für Breitenbachproben in Zeit und Raum (Boxplot).....	283
Abb. 50: Maturity Indizes für Breitenbachproben in Zeit und Raum – A: MI, B: MI 2-5	284
Abb. 51: Ergebnisse der Twinspan-Analyse 1: Ordination der Arten	285
Abb. 52: Ergebnisse der Twinspan-Analyse 2: Ordination der Proben	286
Abb. 53: PCA-Biplot 1, berechnet aus 8 normalisierten Sedimentparametern (keine Abundanzdaten!)	287
Abb. 54: Hypothetische erklärende Variable "Flut_seit", auf einer hyperbolischen Funktion basierend	288
Abb. 55: PCA-Biplot 1, berechnet aus 46 Sedimentparameterproben; Abundanzdaten aller Stadien.....	290
Abb. 56: PCA-Biplot 2 - Sedimentproben differenziert nach Probenstelle und Zeitraum (vor/nach Flut).....	291

Abb. 57: Regression des Wassergehaltes der Proben mit der Achse 1 der PCA, n = 46, alle Stadien.....	295
Abb. 58: Regression der mikrobiellen Aktivität mit der Achse 2 der PCA, n = 46, alle Stadien.	295
Abb. 59: PCA-Biplot mit allen Sedimentparameter-Proben außer den als Ausreißer definierten (n = 90)	297
Abb. 60 Biplot der separaten PCA der Proben des Unterlaufes, genommen vor dem Hochwasser	299
Abb. 61 RDA Triplot mit 10 definierenden Umweltvariablen, darunter 3 Probenstellen als "Dummies"	303
Abb. 62: CCA Biplot, 7 definierende Umweltvariablen; Probenstellen als "supplementäre Variablen"	307
Abb. 63 RDA Triplot, 7 definierende Umweltvariablen; Probenstellen als "supplementäre Variablen"	308
Abb. 64 CCA Triplot mit nur 4 Umweltvariablen, Probenstellen als "supplementäre", Species scores.....	309
Abb. 65 CCA Biplot mit nur 4 Umweltvariablen, Probenstellen als "supplementäre", Sample scores.....	310
Abb. 66 RDA Triplot: 4 definierenden Umweltvariablen; Probenstellen "supplementäre Variablen".	311
Abb. 67: Modifizierte und originale Vranken'sche Formel: Biomasse und Generationszahlen pro Jahr.....	316
Abb. 68: Darminhalt von <i>Epitobrilus allophysis</i> - peritriche Ciliaten-Zellen, cf. <i>Carchesium</i> sp.	323
Abb. 69: Ciliat der Ordnung Spirotricha, cf. <i>Keronopsis</i> oder <i>Holostychia</i> mit Nematode als Beute	324
Abb. 70 Anteile der Ernährungstypen an Anzahl, Biomasse und Produktion pro Bachabschnitt	329
Verzeichnis der Abundanztafeln	
Tafel 1: Gesamt-Nematodenabundanz	188
Tafel 2: <i>Ironus tenuicaudatus</i> - Abundanz.....	190
Tafel 3: Alaimidae – Abundanz	193
Tafel 4: <i>Prismatolaimus</i> sp. 4 - Abundanz.....	195
Tafel 5: <i>Epitobrilus allophysis</i> - Abundanz	198
Tafel 6: <i>Semitobrilus pellucidus</i> - Abundanz	201
Tafel 7: <i>Tripyla</i> spp. - Abundanz	205

Tafel 8: <i>Dorylaimus</i> sp. - Abundanz	207
Tafel 9: <i>Ethmolaimus pratensis</i> - Abundanz	210
Tafel 10: <i>Achromadora micoletzkyi</i> - Abundanz	213
Tafel 11: Monhysteridae - Abundanz	215
Tafel 12: <i>Monhystera</i> - Abundanz	217
Tafel 13: <i>Monhystera paludicola</i> - Abundanz der Adulten	219
Tafel 14: <i>Monhystera</i> sp. 2 – Abundanz der Adulten	222
Tafel 15: <i>Monhystera</i> sp. 3 - Abundanz der Adulten	226
Tafel 16: <i>Monhystera</i> sp. 4 - Abundanz der Adulten	228
Tafel 17: <i>Monhystera</i> sp. 6 - Abundanz der Adulten	230
Tafel 18: <i>Monhystrella</i> - Abundanz	231
Tafel 19: <i>Monhystrella</i> aff. <i>macrura</i> . - Abundanz	233
Tafel 20: <i>Monhystrella</i> sp. 2 - Abundanz	235
Tafel 21: <i>Eumonhystera breitenbachi</i> - Abundanz der Adulten	237
Tafel 22: <i>Eumonhystera breitenbachi</i> - Abundanz aller Stadien	238
Tafel 23: <i>Eumonhystera dispar</i> - Abundanz	244
Tafel 24: <i>Eumonhystera filiformis</i> . - Abundanz	246
Tafel 25: <i>Eumonhystera vulgaris</i> - Abundanz	248
Tafel 26: <i>Eumonhystera</i> sp. 7 - Abundanz	251
Tafel 27: <i>Eumonhystera</i> sp. 8 - Abundanz	252
Tafel 28: <i>Theristus agilis</i> - Abundanz	254
Tafel 29: <i>Aphanolaimus aquaticus</i> - Abundanz	256
Tafel 30: <i>Plectus aquatilis</i> - Abundanz	259
Tafel 31: <i>Plectus exinocaudatus</i> . - Abundanz	262
Tafel 32: Cephalobidae spp. - Abundanz	265
Tafel 33: Criconematidae spp. - Abundanz	267
Tafel 34: <i>Helicotylenchus</i> spp. - Abundanz	269
Tafel 35: Tylenchidae – Abundanz	271
Tafel 36: <i>Coslenchus</i> spp. - Abundanz	273
Tafel 37: <i>Aglenchus agricola</i> . - Abundanz	275
Tafel 38: <i>Nagelus</i> spp. - Abundanz	276
Tafel 39: Rhabditidae spp. - Abundanz	278

3 Einleitung

Die vorliegende Arbeit ist Teil des Ökosystemforschungsprojekts Breitenbach der ehemaligen Limnologischen Fluss-Station des Max-Planck-Instituts für Limnologie. Der Breitenbach ist als Gewässer für die Ökosystemforschung besonders geeignet, da er zwar in historischer Zeit moderat anthropogen überformt, aber rezent weitgehend frei von anthropogenen Einflüssen ist und als naturnah gelten kann (Zwick 1993); insbesondere gibt es keine anthropogenen organischen Einträge oder Gewässerverbauung. Daher kann er als Modellsystem für ein mitteleuropäisches Fließgewässer in naturnahem Zustand angesehen werden. In den vergangenen 50 Jahren sind im Breitenbach die verschiedensten Aspekte untersucht worden, teilweise über mehrere Jahrzehnte (z.B. Illies 1983, Wagner et al. 2004). So gibt es für den Breitenbach neben einer Fülle ökologischer Arbeiten zu verschiedenen Makroinvertebraten eine sehr umfassende Artenliste mit über 1000 Metazoenarten (Zwick 1993), Daten zur langjährigen Populationsentwicklung vieler Arten, Abschätzungen der Biomasse und Produktion nicht nur der Makroinvertebraten (Illies 1971, 1983), sondern auch der Flora wie Algen (Cox 1990) und Makrophyten (Koch 1990, Marxsen et al. 1997), Bakterien (Fiebig 1992, 1997, Fiebig & Marxsen 1992, Marxsen 1988, 1996, 2000, 2006), Ciliaten (Packroff 1994, Packroff & Zwick 1998) und Teilen der Meiofauna (Schwank 1985). Weiterhin wurde der Detritus hinsichtlich seiner Zusammensetzung (Neumann 1995) und Retention (Horvath 2003) untersucht sowie über viele Jahre klimatische und abiotische Wasserparameter gemessen (Marxsen et al. 1997, Schmidt, pers. Mittlg, unveröffentlicht) und konnten mit Populationsschwankungen der Fauna und Flora in Beziehung gesetzt werden.

Von den Nematoden als der abundantesten Gruppe vielzelliger Tiere ist bisher jedoch vergleichsweise wenig bekannt, für den Breitenbach existieren nur eine vorläufige Artenliste (Schwank unveröffentlicht) und anekdotische Beobachtungen. Dies deckt sich mit dem generellen Kenntnisstand über freilebende Nematoden aus aquatischen Habitaten im allgemeinen und aus Fließgewässern im besondern. Mittlerweile hat sich die Datenlage in diesem Bereich etwas gebessert (vor allem Beier & Traunspurger 2003 a-c), einen rezenten Überblick geben Traunspurger 2002 und Hodda 2006). Über die funktionelle Bedeutung der Nematoden im Sediment eines Fließgewässers und ihre quantitative Bedeutung im Nahrungsnetz oder Stoffumsatz ist jedoch immer noch nur wenig bekannt (Bergtold & Traunspurger 2006). Für die Ökosystemforschung am Breitenbach schienen die Nematoden ein besonders lohnendes Objekt zu sein, da sie als ein verbindendes Glied zwischen einerseits einer erstaunlich hohen bakteriellen Produktion in den Breitenbachsedimenten und andererseits limitierten Ressourcen hochwertiger Nahrung für höhere trophische Gruppen in Frage kamen. Nematoden sind selbst klein genug, um bakterielle Biomasse direkt nutzen zu können und gleichzeitig groß genug, um eine lohnende – weil konzentrierte – Energiequelle für höhere trophische Ebenen darzustellen. In der vorliegenden Arbeit soll daher erstmals versucht werden, die Nematoden im trophischen Gefüge des Breitenbaches einzuordnen.

Weiterhin war von marinen Ökosystemen sowie stehenden Gewässern bekannt, dass Zusammenhänge zwischen der Zusammensetzung der Nematoden-Lebensgemeinschaft und abiotischen Erd- oder Sedimentparametern wie Korngröße oder Gehalt organischer Substanz bestehen (z.B. Wieser 1959, Strayer et al. 1997, Snow-Ashbrook & Erstfeld 1998, Vanhove et al. 1999). So wurden einige biotische und abiotische Sedimentparameter ebenfalls gemessen und auf Zusammenhänge mit der Nematodenbesiedlung der entsprechenden Proben getestet. Schließlich stellt die Dynamik von Fließgewässern ihre Bewohner vor erhebliche Probleme. In den Untersuchungszeitraum fiel ein ausgeprägtes Winterhochwasser, dessen Auswirkung auf die Zusammensetzung der Nematoden-Lebensgemeinschaft ebenfalls analysiert wird.

Um solche Fragen zu bearbeiten, mussten die Nematoden quantitativ erfasst und bestimmt werden können. Bei Antritt der Arbeit war davon ausgegangen worden, dass sich aquatische Nematoden aus sandig-kiesigen Bachsedimenten mit den gleichen Extraktionsmethoden gewinnen lassen sollten wie terrestrischen Nematoden, und dass die Mehrheit des gewonnenen Tiermaterials mit Hilfe existierender Bestimmungsschlüssel bestimmbar sein sollte. Im Verlauf der Arbeit erwies sich jedoch, dass diese beiden Vorbedingungen nicht gegeben waren.

Die zunächst eingesetzten Extraktionsmethoden ergaben durchgängig Individuenzahlen, die um Größenordnungen niedriger waren als die Packroffs (pers. Mittlg.). Diese hatte im Rahmen ihrer Untersuchung sedimentbewohnender Ciliaten im Breitenbach Nematoden als Beifang erfasst und eine mittlere Anzahl von 150 Nematoden pro mL Sediment ermittelt. Daher wurden im weiteren Verlauf der Arbeit die Extraktionsmethoden modifiziert und Effizienzunterschiede untersucht, wobei ein wesentlicher Aspekt war, etwaige unterschiedliche Fängigkeiten verschiedener Methoden für verschiedene Nematodengruppen zu ermitteln und zu versuchen, sie so weit wie möglich mathematisch zu kompensieren.

Weiterhin zeigte sich, dass die Monhysteriden zwar drei Viertel aller Individuen stellten, aber die Mehrheit der adulten Individuen nach den vorliegenden Bestimmungsschlüsseln nicht bestimmbar war, von den Juvenilen ganz zu schweigen. Daher wurde als zweites Arbeitsfeld die Bestimmung der Monhysteriden nach morphometrischen Merkmalen neu angegangen, unter anderem durch die Vermessung größerer Serien von Adulten und der Entwicklung eines polytomen computergestützten Bestimmungsmakros, welches zunächst Daten der Bestimmungsschlüssel von Andrassy 1981a, 1984a) und Jacobs 1988) beinhaltete und sukzessive erweitert wurde.

Da diese beiden Aspekte (Extraktion und morphometrische Bestimmung der Monhysteriden) in sich relativ geschlossene Arbeitsbereiche und zugleich Voraussetzung für die ursprüngliche ökologische Fragestellung, aber nicht Teil derselben waren, wurden diese beiden Aspekte als separate Sektionen mit jeweils eigenem Material- und Methoden-, Ergebnis- und Diskussionsteil ausgegliedert (Sektion A und Sektion B), um die Lesbarkeit zu fördern. Die ökologische Fragestellung wird in der (umfangreichsten) Sektion C behandelt und im Zusammenhang mit anderen Ergebnissen der Ökosystemstudie interpretiert. Das Literaturverzeichnis wird dagegen für alle drei Sektionen gemeinsam gegeben, um Redundanzen zu vermeiden.

4 Sektion A: Untersuchungsgebiet, Extraktion von Nematoden aus Sediment, sonstige Methoden und nachgeordnete Aspekte

4.1 Material und Methoden

4.1.1 Allgemeine Probencharakterisierung

4.1.1.1 Untersuchungsgebiet

Der Breitenbach ist ein Mittelgebirgsbach erster Ordnung, der in 380 m ü NN im Buntsandstein zwischen Vorderrhön und Vogelsberg entspringt (Gauß-Krüger-Koordinaten: R: 3544, H: 5614; Hessisches Landesvermessungsamt 1988) und nach etwa 5 km auf 220 m ü. NN in die Fulda mündet.

Er entspringt in einer Buntsandsteintafel (der „Schilda“) in die das Tal eingeschnitten ist, teilweise einer geologischen Verwerfung folgend. Die obersten Quellen entspringen in etwa 350 m ü. NN, nach einer Fließstrecke von 4,5 km mündet er auf einer Höhe von 220 m ü. NN in die Fulda. Das Einzugsgebiet ist 8,45 km² groß und überwiegend von Nadel-, Nadel-Laub- und Laubwald bedeckt, nur im unteren Bereich des Talgrundes von Wiesen unterbrochen. Die Ufervegetation setzt sich aus verschiedenen Ufer- und Staudengesellschaften zusammen. Auwald fehlt im wesentlichen, abgesehen von einigen den Bach säumenden Weiden- und Erlengruppen.

Das Wasser ist nur schwach gepuffert (Leitfähigkeit ca. 160 µS/cm, Neumann 1995), der pH liegt im langjährigen Mittel um 6,3 und schwankt nur wenig. Organische Belastungen anthropogenen Ursprungs fehlen, da oberhalb keine Siedlungen vorhanden sind und die das Gewässer säumenden Wiesen und Weiden nur extensiv bewirtschaftet werden.

In den letzten Jahrzehnten ist der Bach im Oberlauf (sog. "Aspegraben") im Sommer und Herbst streckenweise regelmäßig trockengefallen. Die größte Quelle (sog. Hermelinquelle oder auch Jörglsborn) befindet sich etwa in der Mitte des Bachlaufes, bei Bachmeter 2040 (270 m ü. NN), an dieser Stelle knickt das Tal infolge einer geologischen Verwerfung stark ab. Erst unterhalb dieser Quelle fließt das Gewässer ganzjährig (Abb. 1) und nur dieser untere Abschnitt wurde in der vorliegenden Untersuchung bearbeitet.

4.1.1.2 Probenstellen

Die oberste Probenstelle („A“) lag etwa 15 m unterhalb der Hermelinquelle, im abführenden Quellbach, oberhalb der Vereinigung mit dem Oberlauf des Breitenbaches (Aspegraben). Als typische Probenstelle des Mittellaufes („D“) wurde ein Abschnitt bei Bachmeter 1100 gewählt, wo der Bach relativ schwach eingeschnitten ist und leicht mäandriert.

Die nächste Probenstelle („E“) lag an der bachabwärts gelegenen Grundstücksgrenze einer Schafsweide, oberhalb des Abschnittes, in dem der Bachlauf von der linken auf die rechte Talseite wechselt. Der Bachabschnitt ist stark verkrautet und wurde nur für Wasserpflanzenproben verwendet.

Die Probenstelle des Unterlaufes („G“) lag etwa bei Bachmeter 280, direkt oberhalb der über den Bach führenden Straße K80 (links in Abb. 1), die Morphologie des Baches ist in diesem Bereich anthropogen überformt, er verläuft hier geradlinig und mündet westlich des Kartenausschnittes in die Fulda .

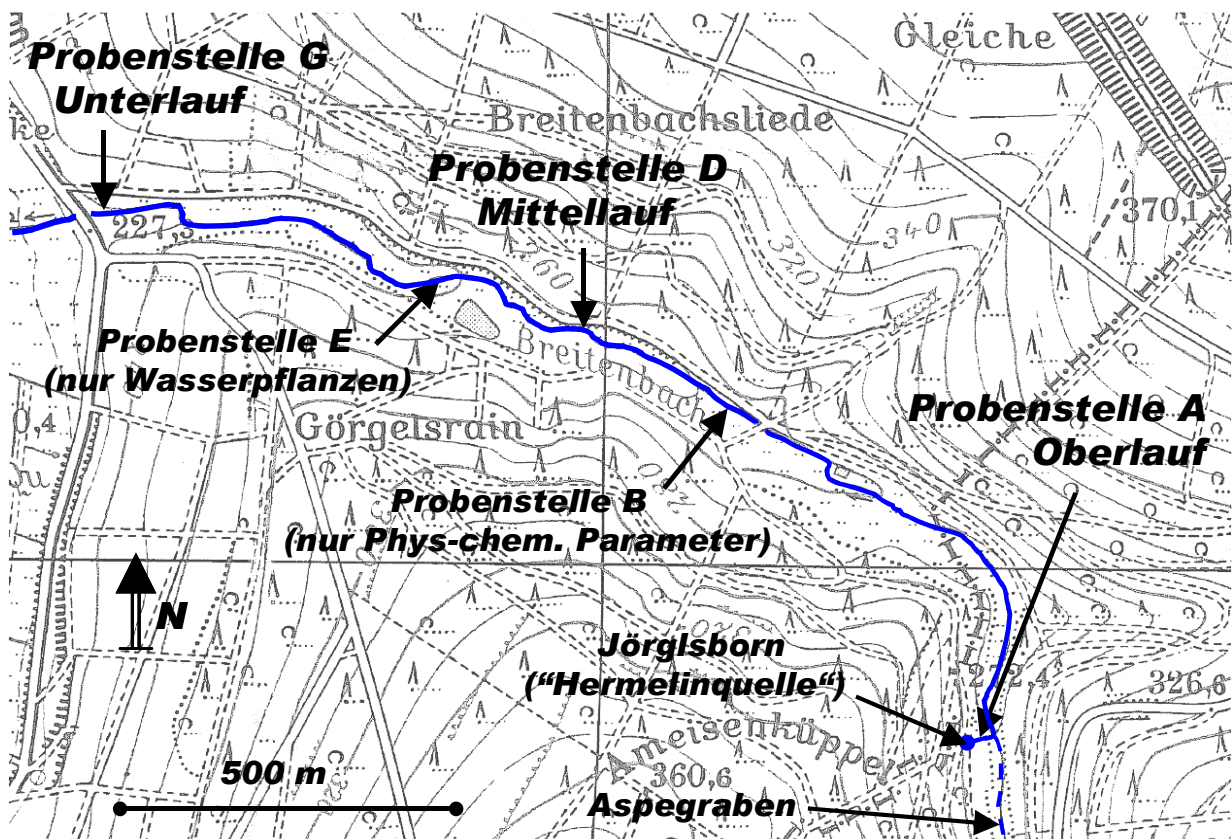


Abb. 1: Das Breitenbachtal mit den Probenstellen.

Auszug aus der topographischen Karte 5323 Schlitz (Landesvermessungsamt, 1988)

Im Sediment dominierten im Untersuchungszeitraum im wesentlichen drei Sedimenttypen, zwischen denen es fließende Übergänge gab: Kiese mit Korngrößen um 1 cm, durchsetzt von größeren Steinen (nur wenige Proben), Bereiche sandiger Sedimente mit mittleren Korngrößen von 0,3 - 1,0 mm sowie schlecht durchlüftete, stark mit organischen Partikeln durchsetzte Sedimente und tendenziell kleineren Korngrößen, die sich auf den Unterlauf beschränkten. Es wurde nicht kartiert, welchen Anteil an der Gesamtstrecke die jeweiligen Sedimenttypen einnahmen; zumal dies nur eine Momentaufnahme gewesen wäre: Die Anteile variieren stark über die Zeit: Nach mehreren Hochwässern im Winter 1994/1995 war der organische Sedimenttyp 3 des Unterlaufes zeitweise fast vollständig verschwunden.

4.1.1.3 Zeitraum der Probennahme

Die Probennahmen setzten im Herbst 1991 mit Vorversuchen ein. In den folgenden Jahren wurde diverse Isolierungsverfahren (s. u.) verwendet und modifiziert. Mit dem als geeignet erwiesenen Verfahren der Dichte-Zentrifugation wurden von Mai 1994 bis Juli 1995 jeweils in der Monatsmitte an drei Standorten Proben gezogen. Als abzusehen war, dass die Menge anfallenden Materials die Kapazitäten zur Auswertung übersteigen würden, wurden nur noch vierteljährlich umfangreiche Proben (je 14 Proben pro Probenstelle + je 2+2 für Methodenvergleich) und für die übrige Monate nur je 2 Proben pro Probenstelle gezogen. Auch von diesen konnten nicht alle ausgewertet werden. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Phasen des Projektes:

Tab. 1: Projektphasen

Start	Ende	Beschreibung
Feb 91	Okt 91	Vorversuche: Lebendextraktion: (Filter-, Trichtermethoden)
Feb 91	Mai 94	Klassische Bestimmungsversuche, Zuchtversuche
Jun 91	Mai 92	Vorversuche: Tot-Extraktion MgSO_4 Flotations-Zentrifugationsmethode aus fixiertem Material
01. Jul 92	30. Mrz 94	Regelmäßige Beprobung für Extraktion aus fixiertem Material
24. Aug 93	28. Feb 94	Extraktionsversuche: Lebend-Extraktion (Ausspülmethoden)
01. Mrz 94	30. Mrz 94	Wiederfindungsversuche (gefärbte Nematoden in ungefärbten Sedimentproben)
05. Mrz 94	30. Jun 94	Extraktionsversuche: MgSO_4 Flotations-Zentrifugationsmethode aus unfixiertem Material
10. Okt 94	20. Nov 94	Extraktionsversuche: Ludox® Flotations-Zentrifugationsmethode + WHT + MgSO_4 (unfixiert)
15. Jul 94	14. Jul 95	Regelmäßige Beprobung für sofortige Extraktion aus unfixiertem Material
15. Jul 94	31. Okt 00	Herstellung von Dauerpräparaten aus Glyzerinextrakten
Mai 93	28. Feb 01	Vermessung und Bestimmung von Dauerpräparaten
Aug 95	28. Feb 01	Entwicklung und Anwendung der computergestützten Bestimmung

4.1.1.4 Entnahmemethodik

Die Proben wurden mit einem Plexiglas-Stechzylinder dem Sediment entnommen. Der Stechzylinder war mit einem Kolben ausgestattet, der während der Probennahme in konstanter Höhe über dem Gewässergrund gehalten wurde. Dies ermöglichte einerseits, Proben praktisch ohne überstehendes Wasser zu nehmen (welches bei jeder Bewegung beim Transport den oberen Teil des Sedimentkernes verwässert und durchmischt hätte) andererseits verhindert er zuverlässig, dass sich das Sediment im Zylinder während des Einstechens komprimiert.

Der Sedimentkern wurde anschließend mit dem Kolben zentimeterweise herausgeschoben und folgende Schichten separat abgeschnitten: 0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm.

Von diesem Schema konnte auch abgewichen werden: Wenn z.B. eine anoxische Schicht in 4 cm Tiefe erkennbar war, wurde dort der Sedimentkern zerteilt.

In der Regel konnte nur die oberste Schicht ausgewertet werden.

4.1.2 Abiotische Parameter

4.1.2.1 *Standard - Wasserparameter*

Im Rahmen der Ökosystemstudie Breitenbach wurden bei den Emergenzfallen A, B und G (siehe Karte¹, Abb. 1) mit automatischen Messstationen folgende abiotischen Parameter erfasst:

- Wassertemperatur
- Wasserschüttung
- pH-Wert
- Leitfähigkeit
- Sauerstoffgehalt
- Sedimenttemperatur (in 30 cm Tiefe)

Die Parameter wurden sekundlich erfasst und das Stundenmittel gespeichert. Die daraus gewonnenen Tagesmittelwerte der Wasserschüttung vom Aspeggraben sowie von den Messstationen A und B wurden freundlicherweise von Dr. H.-H. Schmidt zur Verfügung gestellt, die Messungen der Probenstelle G lagen nicht vor.

Weiterhin wurden an der Probenstelle A und dem Zulauf Hermelinquelle alle zwei Tage Schüttung und Temperatur manuell gemessen.

Bei einer Probennahme im Sommer (13.8.1994) und im Winter (15.2.1995) wurde an allen Probenstellen die Strömung über dem Sediment gemessen (Flügelmessgerät "Mini-water" der Fa. Schiltknecht Messtechnik AG; Gossau, Schweiz). Der Durchmesser des Messkopfes betrug 20 mm. Der Messbereich liegt bei Verwendung dieses Messkopfes zwischen 0,02 und 5 m / sec. Das Gerät führt bei der eingestellten Messzeit von 30 sec 15 Einzelmessungen durch, aus denen es einen Mittelwert berechnet sowie Minima- und Maximalwerte speichert. Da die Strömungsgeschwindigkeiten im Sommer teilweise am unteren Ende der Messskala lagen, dürfen die ausgegebenen Mittelwerte nur als Näherung interpretiert werden.

4.1.2.2 *Wasserschüttung - Ergänzung fehlender Messwerte*

Die Schüttungswerte dienen in der vorliegenden Untersuchung nur einer groben Abschätzung des Erosionspotentials in den jeweils vier Wochen zwischen den

¹ Die Emergenzfallen waren jeweils bachabwärts der in der Karte markierten Probenahmestellen.

Probennahmen. Dazu sind grobe Näherungswerte ausreichend. Sie erlauben, die beobachteten Änderungen der Sedimentparameter mit Schüttungsereignissen in Beziehung zu setzen.

Es lagen nicht für den gesamten Untersuchungszeitraum Daten zur Wasserschüttung vor. In der ersten Hälfte (2. Halbjahr 1994) war die Schüttung relativ gleichförmig auf niedrigem Niveau. Im ersten Halbjahr 1995 dagegen wurden starke Schwankungen bei insgesamt starker Schüttung beobachtet, hier sind die Messlücken störend. Allerdings waren nie alle Messungen gleichzeitig ausgefallen. Weiterhin verliefen die Schüttungskurven der verschiedenen Messstellen über längere Zeiträume relativ parallel (s. Abb. 2). Daher konnten fehlende Daten aus den Werten der anderen Messstellen näherungsweise berechnet werden. Die Wasserführung bei B (oberer Mittellauf) ist im ersten Halbjahr 1995 durchgehend erfasst, nur vom 25.03.95 bis 24.04.95 fehlen Daten. Die Tagesmittelwerte des Aspegrabens vom 25.02.95 bis 25.03.95 waren im Mittel um den Faktor 2,4 niedriger als die an Probenstelle B (Abweichung weniger als $\pm 10\%$), damit konnte die Wasserschüttungskurve bei B durch die Messwerte des Aspegrabens, multipliziert mit Faktor 2,4, vervollständigt werden (Ergänzungen: gestrichelte Abschnitte der Kurven. Umgekehrt konnte der Ausfall der Messungen am Aspegraben vom 24.05.95 bis 21.06.95 durch Messwerte von B geteilt durch 3,0 vervollständigt werden. Schüttungsdaten von der Quelle fehlen vom 23.03.95 bis 21.06.95 und wurden mit Werten des Aspegrabens, multipliziert mit 1,5 ergänzt. Dabei ist der Zeitraum vom 24.05.95 - 21.06.95 am unsichersten, da er letztlich aus Messdaten der Messstelle B abgeschätzt wurde. Die ergänzten Werte beinhalten daher Unsicherheiten: Das Verhältnis der Schüttungen an verschiedenen Stellen ist insgesamt nicht konstant, sondern hängt stark von der Witterung, der Frequenz von Niederschlagsereignissen und dem gesamten Schüttungsniveau ab (Schmidt, pers. Mittlg.). Für kurze Zeiträume bei insgesamt vergleichbar starker Schüttung scheint die Parallelität der Kurvenverläufe dagegen ausreichend zu sein, um bei vertretbarem Fehler kurzfristige Ausfälle rechnerisch ergänzen zu können.

4.1.2.3 *Sedimentparameter*

Im Sediment wurden folgende Parameter ermittelt:

- spezifisches Gewicht (Gewicht pro Volumen)
- Wassergehalt (extrahierbares Wasser), bestimmt per Lyophilisierung (Gefriertrocknung) und anschließender Trocknung bei 105 °C
- Korngrößenverteilung:
 - gravimetrisch (180 μm - 4 mm)
 - Laser-Partikelzähler (1 - 150 μm)
- aschefreies Trockengewicht (Glühverlust als Maß für organische Substanz)
- Phospholipidgehalt (in nmol GlyP, als Maß für die (mikro)biologische Aktivität)

Außerdem wurde die Schichtdicke der oxischen Schicht durch einen Nageltest punktuell ermittelt, insbesondere im Unterlauf. Dazu wurden ca. 13 cm lange Zimmermannsnägel durch je einen roten oder blauen Kunststoffdeckel getrieben, der damit einen vergrößerten und leicht wiederzufinden Kopf darstellte. Die so vorbereiteten Nägel wurden nach der Probennahme in das Sediment gesteckt und bei der folgenden Probennahme,

also nach einer Exposition von etwa 4 Wochen, ausgewertet. Im Bereich der oxischen Schicht war der Nagel rostig, in der anoxischen Schicht schwärzlich angelaufen, die Grenze zwischen beiden war meist sehr deutlich, so dass die Dicke der oxischen Sedimentschicht auf etwa 0,5 cm genau abgelesen werden konnte. Weiterhin konnten die Nägel leichte Sedimentumlagerungen anzeigen (sofern sie nicht selbst umgelagert wurden).

4.1.2.3.1 Korngrößen

Zur Ermittlung der Korngrößenverteilung wurden die Sedimentproben zunächst gegläht, der gut rieselfähige Rückstand wurde in einem Siebsatz mit 5 cm Durchmesser gesiebt, der folgende lichte Maschenweiten aufwies: 5 mm; 1,4 mm; 1,04 mm; 0,72 mm; 0,41 mm; 0,25 mm; 0,18 mm. Diese Maschenweiten waren auch von Packroff 1994 verwendet worden, hatten außer bei der größten Maschenweite ein faktorielles Inkrement von näherungsweise 1.5; die exakten Werte ergaben sich aus verfügbarem Material. Die Anteile der einzelnen Fraktionen zwischen 5 mm und 0,180 mm wurden auf einer Feinwaage ermittelt.

Um die Korngrößenverteilung unter 180 μm zu ermitteln, wurde ein Laser-Partikelzähler der Firma GALAI mit einer Durchfluss-Messzelle (LQFLOW) verwendet, der in der GHK Kassel, Abt. Siedlungswasserwirtschaft, vorhanden war, in dessen Gebrauch mich Dr. Fischer freundlicherweise einwies. In ein Kreislaufsystem von zwei Liter Fassungsvermögen wurde eine stark verdünnte Sedimentprobe gegeben, die durch eine Küvette geleitet wird, welche ein Wolfram-Laser-Messstrahl passiert. Der Durchmesser der Schatten der Partikel wird dazu verwendet, die Häufigkeiten der verschiedenen Partikelgrößen an der Gesamtprobe zu bestimmen. Um die Ergebnisse mit den gravimetrisch bestimmten der größeren Fraktionen in Beziehung setzen zu können, wurde von der Partikelzahl unter der Annahme, die Partikel seien würfelförmig, durch das zum Gerät gehörige Programm (L.O.T./GALAI – CIS – 1 Computerized Inspection System) auf Volumen umgerechnet. Dabei wurden folgende Größenklassen gebildet: 1 - 2 μm ; 2 - 5 μm ; 5 - 10 μm ; 10-20 μm ; 20 - 40 μm ; 40-80 μm sowie 80 - 150 μm .

Damit waren die Korngrößen von 0,002 bis >5 mm bekannt, allerdings in Form zweier getrennter Datensätze. Für Proben mit einer mittleren Korngröße von unter 180 μm konnte zunächst kein numerischer Werte als Kenngröße angegeben werden. Daher wurden die beiden Datensätze kombiniert. Unter der Annahme, dass alle gezählten Partikel dass gleiche spezifische Gewicht haben wie die gravimetrisch bestimmten, wurde das Gesamtvolumen der Partikelzählung einer Probe mit dem Gewichtsanteil der kleinsten Siebfraction der Probe gleichgesetzt. So konnten die Siebfractionen mit den Größenklassen der Partikelzählung zu einer gemeinsamen Summenkurve vereinigt werden. Eine erste versuchsweise Darstellung der kombinierten Daten ergab allerdings, dass Partikel größer 80 μm nicht vollständig erfasst worden waren (Stufe in der Kornsummenkurve bei allen Proben). Dies wird an zu niedriger Strömungsgeschwindigkeit im Messkreislauf des Gerätes und dadurch bedingter Sedimentation größerer Partikel gelegen haben. Auch eine zu kurze Messzeit und dadurch bedingte zu niedriger Eintrittswahrscheinlichkeit für große und vergleichsweise sehr seltene Partikel käme als Ursache in Frage. Dies hätte sich allerdings in einer starken Heterogenität der Proben mit einzelnen Fällen von überrepräsentierten großen Partikeln niederschlagen

müssen. Da dies nicht der Fall war, und die Steigungen von 40 µm auf 80 µm einerseits und von 180 µm und 250 µm andererseits gut übereinstimmten, wurde die Messlücke dadurch geschlossen, dass von den o.g. Siebfraktionen jeder Probe der Wert für 150 µm abwärts extrapoliert wurde, ebenso aus den 40 µm und 80 µm - Partikelgrößenwerten auf 150 µm aufwärts extrapoliert wurde, wobei der gemessene Wert der Partikelgrößenklasse 80 - 150 µm nur als modulierender Faktor mit in die Berechnung einging. Alle kombinierten Datensätze wurden zu Summenkurven umgerechnet und die daraus folgenden Diagramme visuell auf Sprünge und Unstimmigkeiten hin überprüft. Aus den Summenkurvendaten der einzelnen Proben wurden Median- und Perzentilwerte durch Interpolation ermittelt. Die ausgewählten Werte geben die Punkte auf der Summenkurve an, bei denen 50 % (Median = mittlere Korngröße) bzw. x % (Perzentile) der Sedimentmenge kleiner als die durch diese Punkte bezeichneten Korngrößen sind. Zusätzlich wurden die relativen Anteile der differenzierten Fraktionen pro Probenahmedatum als Stapelsäulendiagramm dargestellt.

4.1.2.3.2 Organische Substanz

Der Gehalt an organischer Substanz wurde gravimetrisch durch den Glühverlust bestimmt. Je 0,4 g bis 1 g der lyophilisierten (gefriergetrockneten) Proben wurden in vorgeglühte Alu-Becher eingewogen, bis zum Erreichen der Gewichtskonstanz bei 105 °C getrocknet und nochmals gewogen. Da der Wägvorgang über eineinhalb Stunden dauerte, musste damit gerechnet werden, dass die Proben Wasser ziehen. Um mögliche Wägfehler zu ermitteln, wurden drei Proben in regelmäßigen Abständen wiederholt gewogen. Geglüht wurde 5 h bei 510 °C, im Exsikkator auf Raumtemperatur abgekühlt, erneut bei Ermittlung des Wägfehlers gewogen und das aschefreie Trockengewicht berechnet.

4.1.2.4 Phospholipidbestimmung:

Bei der Bestimmung der Phospholipide wurde dem von Neumann 1995 an Breitenbachsedimente angepassten Verfahren gefolgt. Die folgende Auflistung wurde seiner Arbeit entnommen. Zur Methodendiskussion siehe Neumann 1995.

Die Phospholipide wurden extrahiert nach dem Verfahren von Bligh & Dyer 1959, modifiziert von Frostegard et al. 1991 (zitiert in Neumann 1995). Zur Phosphatfreisetzung wurde allerdings nicht das verbreitete Verfahren der Oxidation mit Perchlorsäure oder Kaliumpersulfat angewendet, sondern bei 501 °C im Muffelofen trocken verascht (Findlay & Arsuffi 1989, Neumann 1995). Zum Nachweis der Phosphate wurde das Verfahren von Findlay & Arsuffi 1989 in modifizierter Form (Neumann 1995, Hendel 1999) durchgeführt.

Phospholipidextraktion und Phosphatfreisetzung (Neumann, 1995)

- in ein Schraubverschlußzentrifugenglas (Schraubverschluss aus Polypropylen) eine Probenmenge einwiegen, die ca. 3 mg organische Substanz enthält.

- 5,6 ml Chloroform/Methanol/Citratpuffer-Lösung zugeben (Chloroform/Methanol/Citratpuffer [1:2:0,8; v:v:v:] Citratpuffer 0,15 M, pH 4,0; Chloroform zur Rückstandsanalyse, Methanol zur Rückstandsanalyse, Merck)
- kräftig mischen
- 2 h bei Raumtemperatur stehen lassen
- mischen
- 10 min bei 4000 Upm (= 2755g außen an Pellet) zentrifugieren
- Überstand abdekantieren in Schraubverschlußzentrifugenglas
- 2 ml Chloroform/Methanol/Citratpuffer-Lösung zum Rückstand zugeben
- kräftig mischen
- 10 min bei 4000 Upm (= 2755g außen an Pellet) zentrifugieren
- Überstand abdekantieren (Überstände vereinigen, Rückstand verwerfen)
- 2 ml Chloroform und 2 ml Reinstwasser zugeben
- Probe 1 min kräftig mischen
- Probe über Nacht zur Phasentrennung stehen lassen
- obere Phase absaugen
- 2 ml der unteren Phase mit Glaspipette in ein neues Reagenzglas überführen
- (Gesamt volumen der unteren Phase beträgt 4 ml)
- Lösungsmittel in Vakuum-Konzentrations-Zentrifuge vollständig verdampfen
- Probe 5 h bei 510 °C im Muffelofen glühen
- die Referenzprobe wird entsprechend behandelt, jedoch ohne dass Probenmaterial eingewogen wird.

Phosphatnachweis:

- zur geglühten Probe 0,5 ml 0,36 N Schwefelsäure zugeben
- mischen
- 0,1 ml 2,75% Ammonium-Molybdat-Lösung (g:v) zugeben
- (Ammoniumheptamolybdat-Tetrahydrat, pro analysis, Merck; in 6,29N Schwefelsäure)
- mischen
- 10 min bei Raumtemperatur stehen lassen
- 0,5 ml Malachit-Grün-Lösung zugeben

(Malachit-Grün-Lösung: 0,111 g Polyvinylalkohol [98 % hydrolysiert, mittleres Molekulargewicht 13000-23000, Aldrich] in 100 ml Reinstwasser bei 80 °C lösen, abkühlen lassen; 0,011 g Malachit-Grün-Base [Calciumsalz, Sigma] zugeben.)

- mischen
- Absorption bei 610 nm 1 h nach Zugabe der Malachit-Grün-Lösung messen

Die Kalibrierung wurde mit Calcium-Glycerophosphat (Sigma) über einen Konzentrationsbereich von 3-30 nmol durchgeführt. Aus den Daten wurde folgende Regressionsgerade berechnet:

$$\text{nmol GlyP} = 14,32 * \text{ABS}_{610} + 0,8405 \quad (r^2 = 0,998)$$

4.1.3 Extraktionsverfahren

Nematoden sind fast durchsichtig und sehr klein. Trotz ihrer relativ hohen Individuenzahlen machen sie nur einen geringen Anteil des Sedimentvolumens aus. Direktes Auszählen ist daher aussichtslos und eine auch nur halbquantitative Untersuchung setzt ein Verfahren voraus, mit dem man die Nematoden aus dem Sediment extrahieren kann. Es gibt zwei grundsätzlich verschiedene Extraktionsprinzipien: Das erste setzt aktive Migration der zu extrahierenden Tiere voraus. Durch Änderungen des Milieus kann man Nematoden aus dem Substrat austreiben. Das andere Prinzip nutzt das geringe spezifische Gewicht der Nematoden, um sie von den schwereren Bestandteilen des Sedimentes zu trennen. Lebende oder bereits abgetötete Nematoden werden von strömendem Wasser, oder durch eine Lösung erhöhter Dichte (spezifisches Gewicht höher als das der Nematoden, aber niedriger als das der mineralischen Bestandteile) in Kombination mit Zentrifugieren und Sieben isoliert. Außerdem sind Kombinationen von aktiven und passiven Verfahren möglich. In allen Fällen müssen die Nematoden abschließend unter einem Binokular bei 40-100-facher Vergrößerung herausgesucht und einzeln auf Objektträger überführt werden. Dieser Arbeitsschritt wird besonders zeitaufwendig, wenn die Extrakte nicht klar sind, also Detritus enthalten. Eine Übersicht der in Frage kommenden Methoden geben Southey et al. 1986 und Eyualem-Abebe et al. 2006a. Details zum Umgang mit Nematoden siehe auch Christl & Gad, 2007.

Im folgenden werden die im Lauf der Arbeit eingesetzten Methoden beschrieben.

4.1.3.1 Vorversuch: Sedimentationsgeschwindigkeit

Um die Sinkgeschwindigkeit von Nematoden und anderen leichten Partikeln verschiedener Größenklassen in Wasser und Extraktionsmedien abschätzen zu können, wurden einzelne fixierte und mit Bengalrosa gefärbte Nematoden in mit der entsprechenden Flüssigkeit gefüllte Standzylinder gegeben und ihre Bewegung mit einem Binokular von der Seite bei 20-facher Vergrößerung beobachtet. Organische und mineralische Partikel

(Sandkörner einer lyophilisierten Probe) wurden unter dem Mikroskop bei 100-facher Vergrößerung selektiert, mit Digitalisierbrett die Breite (der kleinere Durchmesser der Ansicht) vermessen, mit einer Pinzette in einen wassergefüllten Stehzyylinder gegeben (seitlich beleuchtet, vor dunklem Hintergrund, so dass Partikel bis zu 50 µm Durchmesser noch mit bloßem Auge erkennbar waren), und die Dauer des Sinkens bis zum Grund gemessen (Sinkstrecke bis zu 13 cm, T 20 °C).

4.1.3.2 Baermanntrichter

Das Baermann-Verfahren ist eine dem Berlese-Tullgren-Prinzip verwandte Methode, die eine aktive Migration der zu isolierenden Tiere voraussetzt (Baermann, 1917). Im Gegensatz zum Berlese-Verfahren ist jedoch der Trichter bis zur Probe wassergefüllt (daher auch die Bezeichnung Nasstrichterverfahren). Im obersten Viertel des Trichters wird ein horizontales Sieb angebracht und mit einem Papierfilterblatt (Milchfilter) bedeckt, auf das die Erd- oder Sedimentprobe gegeben wird. Die Nematoden wandern durch die Probe und geraten dabei auch in das freie Wasser unter dem Milchfilter, aus dem viele nicht zurück in die Probe finden sollen und sich am Grund des Trichters über dem Ventil ansammeln, mit dessen Hilfe sie abgelassen werden können.

Es wurden Trichter von 12 cm Durchmesser verwendet, die am unteren Ende mit aufgesteckten Silikonschläuchen und Schlauchklemmen abgedichtet waren. Die Siebeinsätze von 10 cm Durchmesser (Maschenweite 1 mm), trugen Watte-Milchfilter, auf welchen die Sedimentproben in einer ca. 5 mm dicken Schicht aufgetragen wurden.

Bei späteren Versuchen wurde das ausgebreitete Sediment von oben beleuchtet und erwärmt (Lampen mit Reflektoren in 15 cm Abstand, Glühlampen je 25 Watt), von unten gekühlt, indem die Trichter in ein Wasserbad gestellt wurden (8-9 °C), ein ähnlicher Versuchsaufbau wird bei Pehofer 1977) beschrieben.

Nach ca. 36 h Expositionszeit (in Vorversuchen 12-96 h) wurden die Sedimentproben auf den Milchwattefiltern verworfen und die untersten 15 ml aus dem Trichter in eine Zählchale abgelassen. Um möglichen Verlustquellen auf die Spur zu kommen, wurden bei späteren Versuchen die Trichterwände mit einer Breitstrahldüse abgespült und etwaige Nematoden in einem 20 µm Sieb aufgefangen. Das Verfahren ergibt sehr saubere Extrakte (siehe Diskussion).

4.1.3.3 Whitehead-Hemming-Tray

Auch die Siebschalenextraktion nach Whitehead & Hemming 1965 nutzt das Migrationsverhalten der Nematoden. Hier wird ein Filter, auf dem die Probe ausgebracht ist, nicht in einem Trichter, sondern in einer flachen wassergefüllten Schale exponiert. Danach wird keine definierte Wassermenge, sondern die ganze Fläche der Schale nach Nematoden abgesucht. Die Methode eignet sich nur für besonders individuenreiche (z.B. durch vorangegangene Extraktionsschritte bereits eingeengte) Substrate, da andernfalls die abzusuchende Fläche in keinem Verhältnis zu den zu findenden Individuenzahlen steht.

Das Whitehead-Hemming-Verfahren wurde insbesondere als letzter Reinigungsschritt nach anderen Extraktionsverfahren verwendet (Sieben und Dekantieren, Dichtezentrifugation, siehe dort).

Bei Versuchen zur direkten Bestimmung des Anteils nicht migrierender Nematoden wurden keine Watte-Milchfilter verwendet, sondern fraktioniert gesiebt und dann als Filter Nylongaze-Siebe von 200 μm - 20 μm verwendet. Von diesen konnte das Substrat nach Ende der Expositionszeit vollständig gelöst und weiteren Extraktionsverfahren zugeführt werden.

4.1.3.4 Spülen, Dekantieren und Sieben

Hier kann zwischen diskontinuierlichen und Durchfluss-Verfahren unterschieden werden. Bei diskontinuierlichen wird etwas Probenmaterial mit Wasser in einem feinen Sieb zur Korngrößenbestimmung (20 oder 63 μm) geschwenkt, von der mineralischen Fraktion abdekantiert und der flüssige Extrakt aufgefangen und in ein weiteres feines Sieb (20 μm) gegeben. Die in diesem Sieb verbliebenen Nematoden und anderen leichten Partikel werden mit wenig Wasser in Schalen zum Auszählen gegeben. Bei kontinuierlichen Elutriationsverfahren werden Nematoden und andere Partikel niedriger Sedimentationsrate aus dem Sediment geschwemmt, indem eine aufsteigende Wasserströmung durch die Sedimentprobe erzeugt wird und die Nematoden im ablaufenden Wasser mittels Sieb aufgefangen werden.

4.1.3.4.1.1 Sieben und Dekantieren (nach Overhoff)

Das auf der Methode von Cobb 1918 basierende Verfahren wurde gemeinsam mit Overhoff 1994a modifiziert und am Breitenbach sowie am Fleisbach (bei Herborn, Hessen) angewendet: Die Sedimentprobe (200, 250 oder 300 ml) wurde in einem großen Eimer aufgeschwemmt und die aufschwemmbareren Materialien, also auch die meisten Nematoden, dekantiert. Um die weiteren Schritte zu erleichtern, wurden die Schwebstoffe fraktioniert, d. h. zunächst in groben, dann feineren Sieben aufgefangen. Die verwendeten Maschenweiten waren 6,3 mm, 2 mm, 630 μm , 200 μm und 63 μm .

Die so gewonnenen Fraktionen wurden wieder aufgeschwemmt und durch ein Sieb der Maschenweite 20 μm aufgefangen, diese Prozedur fünfmal wiederholt.

Auch der mineralische Rückstand der ersten Aufschwemmung wurde fünfmal aufgeschwemmt und in einem 20 μm -Sieb aufgefangen.

Bei einer späteren Modifikation wurde der mineralische Anteil direkt mit dem Flotations-Zentrifugationsverfahren (s.u.) extrahiert.

Alle übrigen Siebrückstände der 20 μm -Siebe wurden entweder direkt ausgezählt oder in Whitehead-Hemming-Schalen exponiert. In letzterem Fall wurden keine Milchfilter, sondern Gaze mit Maschenweiten zwischen 200 μm und 20 μm verwendet. Die Rückstände konnten nach der Expositionszeit quantitativ in Zentrifugenbecher überführt und mittels Flotations-Zentrifugation nochmals extrahiert werden, um den Anteil nicht gewanderter Individuen abzuschätzen.

4.1.3.4.1.2 Elutriation

Proben von etwa 30 ml Volumen wurden in einen 330 ml Scheidetrichter gegeben (maximale Innenweite von 7 cm). Der Durchfluss wurde mit einer Schlauchpumpe geregelt. Nach Vorversuchen wurde auf eine Fördermenge von 180 ml/min justiert, bei der das Wasser in Höhe der Sedimentoberfläche mit einer Geschwindigkeit von 3,2 mm pro Sekunde, an der weitesten Stelle des Scheidetrichters mit 0,83 mm pro Sekunde aufstieg, also etwa 50 mm pro Minute. Die Ende 1992 bearbeiteten Proben waren zuvor formol-fixiert worden, Ende 1993 wurde frisches Sediment mit lebenden Nematoden extrahiert. In dem Fall wurde ein Warmwasser-Verfahren angewendet: Das durchströmende Wasser hatte eine Temperatur von ca. 45 °C. Die Wärme soll die Nematoden in Hitzeschock bringen und verhindern, dass sie sich durch Gegenbewegungen oder Anheftung an schwere Sedimentpartikel der Extraktion entziehen können.

Der Überlauf wurde in Sieben mit verschiedener Maschenweite abgefangen (0,45 µm, 0,33 µm und 0,20 µm) und mit wenig Wasser in Auszählschälchen überführt.

4.1.3.5 Flotation und Zentrifugation

Das Prinzip des Dichtezentrifugationsverfahrens (DZ) ist, das Sediment aufgrund der verschiedenen Dichte seiner Bestandteile aufzutrennen. Die Nematoden mit einer Dichte von unter 1.1 gehören zu der leichteren Fraktion. Sedimentproben werden in einem Flotationsmedium erhöhter spezifischer Dichte durch heftiges Durchmischen bzw. Rühren suspendiert, zentrifugiert und der Überstand anschließend durch ein Sieb feiner Maschenweite dekantiert, von dem der Extrakt resuspendiert und – falls nicht bereits geschehen – fixiert wird. Eine vergleichbare Methode wurde in Pfannkuche & Thiel 1988 beschrieben, diese Arbeit war dem Autor zur Zeit der praktischen Durchführung noch nicht bekannt.

Sedimentproben von 10, 15 oder 25 ml Volumen wurden durch ein grobes Sieb (5 mm Maschenweite) passiert, in 250 ml-Zentrifugenbecher gegeben und mit ca. 160 ml Flotationsmedium vermischt. Als Flotationsmedium wurden Magnesiumsulfatlösungen verschiedener Dichten sowie Suspensionen eines kolloidalen Silica-Gels verwendet, das unter dem Handelsnamen Ludox® von Dupont de Nemours vertrieben wird (im folgenden Text wird auf durchgängige Verwendung des "Registered®" – Zeichens verzichtet). Zunächst wurde mit fixiertem, ab August 1993 mit frischem Sediment gearbeitet.

Bei besonders detritusreichen Proben wurde anfangs je 1 Teelöffel Kaolin zugesetzt, um das Pellet zu stabilisieren. Da dies jedoch nicht bei beiden verwendeten Extraktionsflüssigkeiten positive Wirkung zeigte, wurde darauf ab Mai 1994 generell verzichtet.

Bei den ersten Versuchen wurde zunächst Wasser als Vorextraktionsmedium zugegeben (die Vorfraktion, die nach herkömmlichen Ausschlamm-Methoden verworfen würde, siehe Southey 1986, Sievers 1993, Overhoff 1994b und anschließend die Extraktion zwei bis viermal mit dem Extraktionsmedium (einer Flüssigkeit hohen spezifischen Gewichts) wiederholt. Bei den Routineproben wurde direkt das Extraktionsmedium zugegeben, da die

Vorextraktion keine erkennbare Erleichterung für das Auszählen darstellte, aber bereits bis zu einem Viertel der Nematoden enthielt (ähnliches fanden Sievers 1993 und Overhoff 1994a).

Extraktionsmedium (170 ml) und Probe (10 ml – 25 ml) wurden mittels einer rotierenden und vibrierenden genoppten und gelochten Edelstahlplatte im 250 ml-Zentrifugenbecher für 60 sec gemischt und anschließend in einer Sorvall-Ultraspeed-Kühl-Zentrifuge für 2 min beschleunigt, und für weitere 3 min. bei 5000 Upm zentrifugiert (Festwinkel-Rotor, ca. 4000 g in Höhe der Pellet-Oberfläche). Die Bremse wurde deaktiviert, wodurch der Rotor erst nach weiteren 10 min. zum Stillstand kam, dies allerdings ruckfrei. Nur so war gewährleistet, dass das Pellet in der Regel intakt blieb, was für die Reinheit des dekantierten Extraktes unerlässlich war.

Der osmotische Stress dauerte bei einmaligem Zentrifugieren maximal 30 min; ein Durchschnittswert von unter 25 min. wurde angestrebt. Entsprechend waren die Nematoden bei einmal wiederholter Zentrifugation bis zu 60 min. und bei 4 Zentrifugationsschritten bis zu 2 h osmotisch wirkender Lösung ausgesetzt.

Die Flüssigkeit über dem Pellet wurde durch zwei übereinander angeordnete 20 µm Siebe passiert und zum Recyceln aufgefangen, der Rückstand in den Sieben mit Hilfe einer feinen Breitstrahldüse quantitativ direkt in eine Petrischale (Durchmesser 5 cm) überführt und fixiert (s.u.).

Bei den Versuchen mit wiederholter Extraktion wurde das Pellet anschließend nochmals mit Extraktionsflüssigkeit höherer Dichte vermischt, zentrifugiert und gesiebt. Dieser Schritt wurde bis zu dreimal wiederholt.

Die Dichte wurde durch Wiegen eines abgemessenen Volumens oder mit Hilfe einer Senkspindel eingestellt.

Beide Extraktionsmedien konnten begrenzt recycelt werden, indem die Flüssigkeit nach Passage der Siebe aufgefangen, nochmals gesiebt, abgefüllt und für >24 h gelagert wurde (dies, um zu gewährleisten, dass etwaige im Medium verbliebene Nematoden bis dahin dem osmotische Stress erlegen, kollabiert und abgesunken wären). Durch Zugabe von unverdünntem Konzentrat wurde die geforderte Dichte wieder eingestellt. Die spezifischen Dichten wurden zunächst variiert, von Werten aus der Literatur ausgehend (1,08 – 1,25).

In einer Testserie wurde überprüft, ob bereits extrahierten Proben bei einer Wiederholung der Extraktion weitere Nematoden entzogen werden können. Vortests mit Magnesiumsulfatlösungen verschiedener Dichten hatten ergeben, dass Nematoden, die bei der ersten Extraktion im Sediment verblieben waren, dann in nennenswerten Mengen gewonnen werden konnten, wenn eine Extraktionslösung höherer Dichte bei der Wiederholung eingesetzt wird (siehe auch Overhoff 1994a, 1994b). Wurde eine höhere Dichte schon bei der ersten Extraktion verwendet, waren die Extrakte so trüb, dass sie stark verdünnt werden mussten, um überhaupt Nematoden finden zu können, was den Zeitaufwand vervielfachte. Folgende Dichten wurden in der Testserie verwendet.

Tab. 2: Verwendete Dichten bei vier Flotations-Dichtezentrifugationsverfahren (für nicht fixierte Proben) in Abhängigkeit von der Zahl der Durchgänge (wiederholte Extraktion): Dichten der Extraktionsflüssigkeiten bei den letzten beiden Methodentests.

Verfahren	M1	M3	L1	L3	M1+WHT	L1+WHT
Durchgang 1	1.18	1.18	1.10	1.10	1.18	1.10
Durchgang 2	-	1.23	-	1.14	-	-
Durchgang 3	-	1.27	-	1.18	-	-

Verfahren	M4	L4	M1+WHT	L1+WHT
Durchgang 1	1.18	1.10	1.18	1.10
Durchgang 2	1.22	1.14	-	-
Durchgang 3	1.26	1.18	-	-
Durchgang 4	1.28	1.22	-	-

Abkürzungen:

M = MgSO₄

L = Ludox

WHT = Whitehead-Hemming-Tray (Aktives Austreibverfahren)

Ziffern 1-4 = Zahl der Wiederholungen (1 = Zentrifugation Nr. 1)

M1+WHT = einfache DZ mit Magnesiumsulfat-Lösung, danach WHT

L1+WHT = einfache DZ mit Ludox-Lösung, danach WHT.

Kursiv dargestellte Extrakte wurden nicht quantitativ ausgewertet.

Tab. 3: Extraktionsverfahren: Übersicht der 105 quantitativ ausgewerteten Proben, sortiert nach Datum, Probenstelle und Extraktionsmethode

Probenstelle Extraktion Datum	A (Oberlauf)			D (Mittellauf)			G (Unterlauf)		
	MgSO ₄	Ludox	Ludox+ WTH	MgSO ₄	Ludox	Ludox+ WTH	MgSO ₄	Ludox	Ludox+ WTH
Jul. 94	2			2			1		
Aug. 94	3			3			8		
Sep. 94				2					
Okt. 94				3					
Nov. 94	2	3		2	2		3	3	9*
Dez. 94					2			1	
Jan. 95					2			1	
Feb. 95	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Mrz. 95					2				
Apr. 95					2				
Mai. 95	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Jun. 95					2				
Jul. 95		3			3			3	

* 6 Proben zum Testen verschiedener Siebdesigns

Bei nicht wiederholten (einfachen) Extraktionen wurde ebenfalls die Dichte des jeweiligen Mediums des ersten Durchgangs angewendet. Bei der Routineextraktion wurden Ludox-Dispersionen einer Dichte von 1,10 verwendet, siehe Ergebnisteil.

Nur ein Teil aller extrahierten Proben konnte im Verlauf des Projektes auch zu Dauerpräparaten verarbeitet und bestimmt werden. Die Auswahl der Proben über den Bachlauf und ihre Extraktion ist in Tab. 3 dargestellt).

4.1.3.6 Kombinationsverfahren

Verschiedene Kombinationen von Methoden wurden während der Methodenentwicklung kombiniert, um die Effizienz einer Methode mit Hilfe einer anderen zu überprüfen. Eine Serie von Tests bestand darin, mit dem Spül- und Siebverfahren extrahierte Sedimente (also deren mineralische Bestandteile) anschließend per Dichtezentrifugation nachzuextrahieren. Umgekehrt wurden lebend per Dichtezentrifugation gewonnene Extrakte anschließend nicht fixiert, sondern für 36 h in Whitehead-Hemming-trays (s.o.) exponiert, um die Nematoden aus den Extrakten (die größere Anteile von mit-abdekantierten POM enthielten) auswandern zu lassen. Nur die Variante mit Ludox-Dispersion als Extraktionsmedium wurde als Standardmethode erwogen und über einen längeren Zeitraum vergleichend angewendet.

4.1.3.7 Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen

Das effektivste Extraktionsverfahren (DZ mit Ludox) kam erst 4 Monate nach Beginn des Probennahmejahres zum Einsatz. Von dem ersten Quartal des Probenzeitraumes lagen nur mit Magnesiumsulfat-Lösung extrahierte Proben vor. Da aber die Zeit fehlte, die Probennahmeperiode zu verlängern und viele mit Magnesiumsulfat extrahierte Proben bereits zu Dauerpräparaten verarbeitet worden und teilweise schon ausgewertet waren, musste ein Weg gefunden werden, die Ergebnisse zusammenfassend darzustellen, ohne dass methodenbedingte Unterschiede zwischen den Proben das Ergebnis stark beeinflusst hätten. Als Voraussetzung für eine vergleichende Analyse verschiedener Extraktionsverfahren waren in jedem der verbliebenen Quartale je zwei Proben aller Standorte mit Magnesiumsulfat-Lösung extrahiert und die übrigen mit Ludox-Dispersion extrahiert wurden. Es konnte gezeigt werden, dass zu allen Zeiten und an allen Standorten ähnliche Unterschiede in der Extraktionseffizienz bestanden (siehe Ergebnisse). Daher wurde es als zulässig angesehen, alle Probenpaare aller Probenahmestellen und -termine zusammen auszuwerten. Im folgenden wurden verschiedene Methoden geprüft, um die unterschiedlichen Extraktionseffizienzen mathematisch zu kompensieren.

Die einfachste Variante wäre gewesen, die mittlere Ausbeute aller mit Ludox extrahierten Proben durch die mittlere Ausbeute der Magnesiumsulfat-extrahierten Proben zu teilen, und die Individuenzahlen letzterer mit diesem Quotienten zu multiplizieren. Es zeigte sich allerdings, dass dieser Quotient für verschiedene Gruppen unterschiedlich war. Daher wurden die Daten nach verschiedenen Parametern ausgewertet und die jeweiligen Quotienten berechnet. Diese Parameter waren Körperlänge, Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen und systematische Gruppe. Zur Absicherung der Methode wurden bei dem letzten

Parameter die zufällig ausgewählte Hälfte aller Probenpaare als Prognosedaten verwendet und die andere Hälfte als Erfolgskontrolle der mathematischen Kompensation und umgekehrt.

4.1.3.8 Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten

Bei diesen multivariaten Analysen (siehe Sektion C, 6.1.5.1 (Ordinationsanalysen), S. 158 ff.) wurden gleichartige Berechnungen einmal mit nicht normalisierten Abundanzdaten, einmal mit normalisierten Abundanzdaten vergleichend durchgeführt.

Die gemessenen Sedimentdaten gingen hier nicht in die Analyse ein, da es nur darum ging, die in den Abundanzdaten enthaltenen Muster (latenten Variablen) zu erkennen. Hypothese war, dass bei nicht normalisierten Daten ein signifikanter Unterschied zwischen den mit verschiedenen Extraktionslösungen extrahierten Proben zu finden sein sollte, während er bei normalisierten Abundanzdaten zumindest kleiner sein sollte.

Design A: Die Extraktionslösung ging hier als einzige erklärende Variable in die Analyse ein, wobei binäre Dummy-Variablen (0 oder 1) verwendet wurden, siehe Ter Braak & Šmilauer 2002. Da die Proben durch Probenahmetermin und Probenstelle ebenfalls beeinflusst waren, deren Einfluss jedoch herausgerechnet werden sollte, wurden bei diesen Redundanzanalysen Ort und Zeit als Covariable definiert und damit bei der Berechnung der latenten Variablen ausgeblendet (ebenfalls als Dummy-Variablen definiert). Der durch Ort und Zeit erklärbare Anteil an der Gesamtvarianz wurde infolgedessen separat ermittelt.

Die Signifikanz wurde durch eine Permutationsanalyse (split-plot-Design) ermittelt. In diese Tests gingen 36 Proben ein mit je zwei Replikaten pro Extraktionsmethode, und insgesamt 9 Raum-Zeit Dummy-Variablen als Dummy-Variablen.

Bei diesem Test wird die normale multivariate Analyse also umgekehrt, indem eine Störung - die methodenbedingten Extraktionsunterschiede, als erklärende Variable verwendet wurde (Design A). Die Hypothese war, dass bei den normalisierten Daten der durch die Extraktionslösung erklärbare Anteil an der Gesamtvarianz im Datensatz deutlich kleiner sein sollte als mit den rohen, nicht-standardisierten Daten.

Die gleichen Daten können auch nach der normalen Fragestellung ausgewertet werden (Design B), wieder vergleichend mit normalisierten und nicht- normalisierten Daten. Bei dieser Variante wurde die dominante integrierende Umweltvariable "Probenstelle" als einzige erklärende Variable definiert, während der Probentermin als Covariable bei der Analyse ausgeblendet wurde (wiederum als Dummy-Variablen).

Hypothese war, dass der durch die Probenstelle erklärbare Anteil an der Varianz (unter Herausrechnung der durch den Probentermin erklärbaren Unterschiede) bei normalisierten Abundanzdaten größer sein sollte, als wenn zusätzliche Streuung durch verschiedene Extraktionslösungen hinzukommt. Die Extraktionsmethode wurde hier nicht separat definiert, sondern ihre möglichen Effekte gingen als nicht differenzierter Teil der Residualstreuung in die Analyse ein. Die Signifikanz wurde ebenfalls durch eine Permutationsanalyse (split-plot-Design) ermittelt. Die gleichen 36 Proben wie oben wurden hier als je vier Replikate pro

Probenstelle und Termin interpretiert (3 Termine, 3 Probenstellen). Alle Analysen wurden mit den in 99 taxonomische Einheiten zusammengefassten Daten berechnet.

4.1.4 Fixierung und Herstellen von Dauerpräparaten

Zunächst wurde mit verschiedenen in der Literatur angegebenen Fixierlösungen experimentiert: FAA nach Ditlevsen modifiziert (30 ml Ethanol (96%), 9 ml Formol (37%), 1 ml Eisessig, 60 ml Wasser); TAF nach Courtney, Polley & Miller 1955, zitiert in Southey 1986 (2 ml Triethanol-Amin, 7 ml Formalin, 91 ml aqua dest.) Auch mit pikrinsäurehaltigen (2 %ig) Fixiermedien wurde experimentiert. Da die Resultate sich jedoch insbesondere bei den Monhysteridae nicht wesentlich von einer einfachen Formol-Fixierung unterschieden, wurde ab März 1993 nur noch mit Formaldehyd fixiert.

Grundsätzlich kann die gesamte Probe vor der Isolierung der Nematoden fixiert werden, wenn die Isolierung nicht auf einem Austreibungsverfahren beruht (s. S. 5), oder der nematodenhaltige Extrakt wird nach der Isolierung fixiert. Bis Juli 1993 wurden die kompletten Proben fixiert (soweit sie nicht mittels Austreibungsverfahrens isoliert werden sollten). Ab August 1993 wurden die Nematoden grundsätzlich aus frischen (nicht fixierten) Proben isoliert und die Extrakte erst unmittelbar danach fixiert. Dazu wurden die Schälchen unter dem Abzug auf eine Wärmebank gestellt und, sobald sie eine Temperatur über 40° C erreicht hatten, mit 12 %igem warmem Formaldehyd (ca. 60 °C), das 3 % Glycerin enthielt (Lösung 1), versetzt. Es wurde darauf geachtet, dass die Temperatur nie 50° überstieg und dass die Proben nach der Fixierung sich schnell abkühlen konnten. Die Menge des zugesetzten Formols wurde so gewählt, dass die Endkonzentration 4% betrug.

Anfänglich wurde in diesem Schritt mit Bengalrosa gefärbt. Nachdem deutlich geworden war, dass sich ein erheblicher Teil der Nematoden (z.B. Tylenchidae, insbesondere *Helicotylenchus*, Criconematidae) weder mit Bengalrosa noch mit anderen der getesteten Farbstoffe (Bromphenolbau, Machachitgrün) färben ließ, wurde darauf verzichtet.

Die Nematoden konnten mehrere Monate in geschlossenen Petrischalen in der Formolmischung aufbewahrt werden.

Die Überführung in wasserfreies Glycerin erfolgte zunächst nach Seinhorst 1959, später nach der im folgenden beschriebenen Methode, wobei es darauf ankam, dass alle Austauschvorgänge bei moderater Wärme und langsam stattfanden, da die Nematoden sonst kollabierten und nicht mehr brauchbar waren. Durch den Glyceringehalt des zugegebenen Fixiermittels (Lösung 1) enthielten bereits die fixierten Proben 1 % Glycerin. Sie wurden im Abzug bei schräg aufgelegten Deckeln auf eine auf 40 °C eingestellte Wärmebank gestellt. Sobald das Volumen auf weniger als ein Viertel geschrumpft war, wurden die Schalen mit Lösung 2 aufgefüllt, die 20% Ethanol, 4 % Glycerin und 1 % Formol enthielt. Sobald diese wieder auf ein Viertel abgenommen hatte, wurde mit Lösung 3 aufgefüllt: 20% Ethanol, und 15% Glycerin. Nach abermaliger Verdunstung befanden sich die Nematoden in reinem Glycerin und konnten zu Dauerpräparaten verarbeitet werden.

Die mit Glycerin gefüllten Petrischalen, in denen sich Nematoden, Detritus und Pflanzenteile befanden, wurden unter einem Binokular bei 40-facher Vergrößerung abgesucht. Die Schale stand auf einem durchsichtigen Drehtisch über einer schwarzen Fläche. Beleuchtet wurde schräg seitlich durch eine fokussierbare Leitz-Niedervoltlampe, deren Licht sich auf eine Fläche von ca 2 cm² bündeln ließ, so dass die Nematoden vor dunklem Hintergrund verhältnismäßig gut sichtbar waren. Die Petrischale wurde auf einer drehbaren Plexiglasscheibe zentriert positioniert. Durch langsames Drehen der Scheibe konnte man die Petrischale Bahn für Bahn absuchen. Dabei entsprach die Breite der Bahn dem Sichtfeld des Binokulars bei der gewählten Vergrößerung: Bei 40facher Vergrößerung hatte es 6 mm Durchmesser. Nach je einer Umdrehung wurde der Plexiglastisch samt Drehachse um eine halbe Bahn (also um 3 mm) verschoben. Dies wurde, außen beginnend, fortgesetzt, bis die Mitte der Schale erreicht war. Wenn sich bereits beim Absuchen der ersten Runde herausstellte, dass die Probe weit mehr Nematoden enthielt als zu bearbeiten sinnvoll erschien, wurden tortenstückförmige Teilflächen der Schale ausgesucht und von der ausgewerteten Fläche auf die Gesamtprobe hochgerechnet. Es hatte sich gezeigt, dass die Nematoden in der Regel am Rand in größerer Dichte lagen als in der Mitte der Schalen.

Die gefundenen Nematoden wurden mit einer Wimper in die Glycerintröpfchen überführt, die sich auf den mit Wachsringen vorbereiteten Objektträgern befanden (cf. Southey 1986). Als Abstandhalter zwischen Objektträger und Deckglas diente Stanniolfolie für Nematoden bis 10 µm Dicke, für größere Individuen Nylon- oder Polypropylen- Fäden aus Planktonnetzgaze. Es standen Fadenstärken von 20µm, 40µm, 70µm und 150µm zur Verfügung. Die Fadenstärken war zuvor unter dem Mikroskop vermessen worden.

4.1.5 Berechnung von Volumen - Oberfläche individueller Nematoden

Das Biovolumen bzw. die Biomasse der Nematoden wurde nach den Formeln von Andrassy 1956 berechnet: Zur vereinfachten Biomassenberechnung gehen der größte gemessene Durchmesser D [µm] und die Körperlänge L [µm] in die folgende Formel ein: Biomasse $B = L * D^2 / 1600000$ [µg]. Biovolumen: $BV = L * D^2 / 1700000$ [1000000 µm³] (\equiv [µg] bei Dichte = 1). Beispielsrechnungen siehe unten sowie Abschnitt 6.1.10170.

Für die Berechnung der Oberfläche ist mir keine gängige Formel bekannt. Daher wurde auf ähnliche Weise eine eigene Formel erstellt: Der Umfang eines Zylinders berechnet sich nach $2 r * \pi$. Die Oberfläche ermittelt sich nach Umfang mal Länge L.

Die Spindelform des Nematodenkörpers wurde berücksichtigt, indem für den mittleren Umfang 70 % des größten Umfangs angenommen wurde. Damit errechnet sich die Oberfläche A des Nematoden näherungsweise und unter Vernachlässigung der Stirnflächen als $A = 0,7 * D * \pi * L$, vereinfacht als $A = 2,2 * D * L$ [µm²]

Um bei der Errechnung der Oberflächen-Volumen-Verhältnisses handhabbare Zahlen zu erhalten, wurde als Einheit nicht [µm²] verwendet, sondern [mm²/100]. Damit ergab sich folgende Formel: $A = 0,00022 * D * L$ [mm²/100]

Der oben herangezogene *Dorylaimus* hat nach der Formel eine Oberfläche von 121,6 [mm²/100], (also 0,122 mm²), das *Eumonhystera* –Individuum von 0,396 [mm²/100]

Das Oberflächen-Volumen-Verhältnis OVV berechnet sich dann für den *Dorylaimus* als $OVV = 121,6 / 40$, also $OVV = 3,04$; das des *Eumonhystera* als $OVV = 0,396 / 0,01$; also $OVV = 39,6$.

Mit dem Oberflächen-Volumen-Verhältnis steht ein Parameter zur Verfügung, der unabhängig von der Größe und den Proportionen des Nematoden ein Maß für die Empfindlichkeit gegen osmotisch wirksame Extraktionsflüssigkeiten sein kann. (Unberücksichtigt bleibt dabei, dass große Nematoden möglicherweise auch eine dickere Kutikula bilden können, die sie eher vor Wasserverlust schützen könnte, s. Diskussion).

4.1.6 Hälterungs-Versuche

"Rohproben" wurden dadurch gewonnen, dass einige Kubikzentimeter des betreffenden Substrates auf Agar gegeben wurden. Der Agar wurde in Kunststoffpetrischalen (9 cm Durchmesser) etwa 3 mm hoch gegossen (je 20 ml Agar).

Es zeigte sich, dass es günstig war, den Agar mit einigen Millilitern Wasser (Mineralwasser Volvic®) zu überschichten. Der Agar löste sich dadurch an, das gesamte Medium wurde dadurch dünnflüssiger, behielt aber - auch durch die Tätigkeit von Mikroorganismen und Pilzen - eine faserig-viskose Struktur, in der sich die Nematoden gut bewegen konnten.

Einzelne Nematoden wurden in Petrischalen auf mit Bakterien bewachsenen Agar-Platten gehalten. Die fertigen und bewachsenen Agar-Platten wurden, bevor Nematoden dazugegeben wurden, mit 10 ml Wasser überschichtet: Bei den Versuchen mit isolierten Bakterienstämmen mit destilliertem Wasser, bei den übrigen mit Breitenbachwasser. Dabei wurden folgende Agar-Medien verwendet:

1. Collins und Willoughby Medium (Co-Wi) (s.u.)
2. Agar ohne Zugabe von Nährstoffen (Ag-Av):
1 geh. Esslöffel N-GEL (Firma Naturata)
aufgegossen mit 1 L Volvic®-Mineralwasser,
drei Haferflocken (*Avena*) pro Schale als Nährstoffquelle
3. Gemüseextrakt (Gem-Ex):
1 geh. Teel. Gemüsesuppen – Konzentrat
1 geh. Esslöffel N-GEL (Firma Naturata)
aufgegossen mit 1 L Volvic®-Mineralwasser

Collins und Willoughby Medium (1962)

- 0.5 g Bacto Pepton
- 0.5 g Kartoffelstärke, löslich
- 0.5 g Kasein, löslich, weiß
- 1.0 ml Glycerin
- 0.2 g K_2HPO_4
- 0.05 g $MgSO_4 \cdot 7 H_2O$
- 4 Tropfen $FeCl_3 \cdot 6 H_2O$ (0.01% Lösung)
- 1000 ml Aqua dest.
- pH-Wert auf 7.2 eingestellt (ist per se zu alkalisch - zum Ansäuern dient HCl verd.)
- 15.0 g (Difco) Bacto Agar.

Der Agar wird bei 100°C 20 min gelöst und dann bei 121°C 20 min autoklaviert.

Die mit Collins und Willoughby Medium 1962 angesetzten Petrischalen wurden mit isolierten Kulturen beimpft, die übrigen mit unsterilem Bachwasser, Sediment und Detritus.

Ein nährstoffarmer Agar (Collins und Willboughby Medium 1962) diene als Medium für typische Bakterienstämme des Breitenbaches. Um die Nährplatten zu gießen, wurde eine Sterilbank (Lamina flow, Heraeus TL 2472) benutzt, die am Vortag mit 70%igem Isopropanol ausgewischt und mit halber Leistungsfähigkeit in Betrieb genommen worden war. Die Kulturschalen wurden mit je 15ml Medium befüllt. Während des eigentlichen Arbeitsvorganges wird die reine Werkbank auf höchster Stufe betrieben. Die Platten werden auf der Sterilbank bei der Einstellung 1/2 für 3 Tage zum Auskühlen stehengelassen und anschließend mit den Bakterienstämmen beimpft. Es handelt sich um Stämme, die typisch für das Bachsediment, die fließende Welle und den Quellbereich des Breitenbaches sind. Hierzu gehören *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Acinetobacter* und *Cytophaga*, die mittels eines Clusterdiagramms identifiziert worden sind (Identifikation erfolgte am Hauptsitz des MPI f. Limnologie in Plön).

Bakterienstämme des Breitenbaches sind von Dr. Marxsen und Dr. Knöfel 1988 isoliert worden und einige konnten von Dr. Knöfel erfolgreich neu kultiviert werden. Das Collins und Willoughby Medium wird ohne Agar für Bouillon-Kulturen angesetzt, und ca. 1 Woche vor Versuchsbeginn mit den Bakterien beimpft.

4.2 Ergebnisse

4.2.1 Allgemeine Probencharakterisierung

Die meisten allgemeinen Angaben zum Untersuchungsgebiet und allgemeine Probendaten sind zusammengefasst unter Material und Methoden dargestellt.

4.2.2 Abiotische Parameter

4.2.2.1 Temperatur und Schüttung

Die Temperatur an der Probenstelle A, etwa 20 m unterhalb der "Hermelinquelle", lag im ganzen Jahr bei etwa 8°C und variierte nur wenig, während sie bei der Emergenzfalle B bereits zwischen 1 und 14°C variierte. Im Unterlauf schwankte sie am stärksten. In dem Untersuchungszeitraum fror der Bach an keiner der Untersuchungsstellen ein, dies kann jedoch bei besonders niedriger Wasserschüttung und anhaltender Kälte geschehen (z.B. im Dezember 1991, siehe Packroff, 1994). Im langjährigen Mittel liegt die Temperatur des Breitenbaches bei 8°C (Schmidt, persönl. Mittlg.).

Die Wasserschüttung des Breitenbaches schwankte im Untersuchungszeitraum zwischen 2 und 386 L/Sekunde. In Abb. 2 sind die Tagesmittelwerte der Wasserschüttung des Breitenbaches an unterschiedlichen Stellen im Untersuchungszeitraum (Juli 1994 bis Juli 1995) dargestellt. In der Unterabbildung a) ist die Schüttung der Hauptquelle (sog. Hermelinquelle) dargestellt, in b) die Schüttung des Aspeggrabens und in c) die Schüttung an Falle B. Von den bachabwärts gelegenen Stellen liegen keine Daten vor. Gestrichelte Abschnitte sind rekonstruierte Schüttungsverläufe, siehe Methoden.

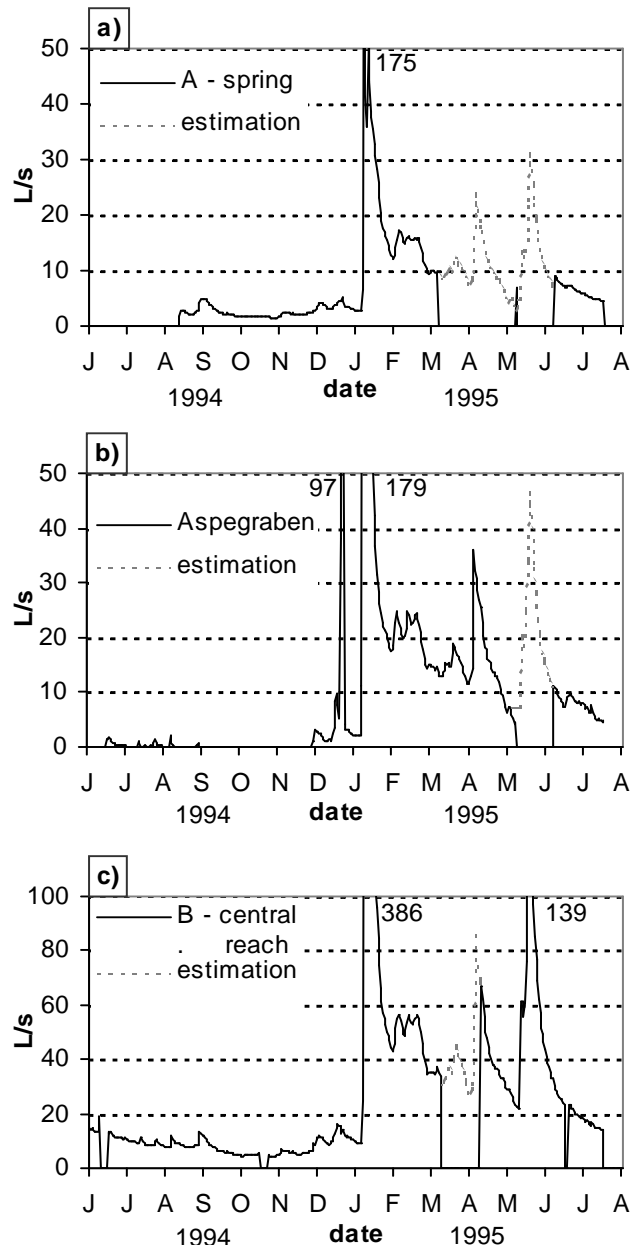


Abb. 2: Tagesmittelwerte der Wasserschüttung im Quellbereich, am Aspeggraben sowie im oberen Mittellauf (Probenstelle B); Juli 1994 bis Juli 1995.

Die Beschriftungen der Abszisse (Teilstriche) stimmen auf ± 3 Tage mit den Probennahmetermen (Monatsmitte) überein, so dass die Fläche unter der Kurve zwischen zwei Teilstrichen annähernd der Wasserschüttung zwischen zwei Probenahmen entspricht. An allen Standorten waren im zweiten Halbjahr 1994 niedrige Schüttungen (Tagesmittel um 10 L/s) zu beobachten.

Ein starkes Niederschlagsereignis zum Jahreswechsel wirkte sich nur kurzfristig und nur im Aspegaben nennenswert aus (Tagesmittel bis zu 97 L/s). Nach der Januar-Probennahme trat Ende Januar 1995 ein Hochwasser auf, das auch bei größeren Bächen und Flüssen der Region Überflutungen zur Folge hatte. Im Breitenbach konnten Spitzenwerte des Tagesmittels von 179 L/s quellnah und 386 L/s bei Probenstelle B beobachtet werden. Diese Hochwässer hatten umfangreiche Sedimentumlagerungen zur Folge, insbesondere im Unterlauf, wo das sehr feinkörnige und detritusreiche Sediment im Februar 1995 quantitativ ausgetragen wurde. Folglich lag dort die neue Sedimentoberfläche bei der Februarprobennahme 10 cm niedriger und war deutlich sandiger als zuvor.

In dem folgenden Probenahmeintervall war die Wasserführung über mehrere Wochen hoch (über 50 L/s bei B, „bankful“), was sich in einer weiteren Veränderung der Sedimentcharakteristika niederschlug (s. Abschnitt 4.2.2.4). Vor der Aprilprobennahme war die Schüttung bei B auf unter 30 L/s abgefallen, um im nächsten Probenahmeintervall nochmals kurzfristig auf über 80 L/s und Anfang Juni auf ein weiteres Spitzen-Tagesmittel von 139 L/s bei B anzusteigen. Danach ging die Schüttung allmählich auf unter 20 L/s zurück.

Die Fließgeschwindigkeit wurde zweimal an den drei Probenstellen gemessen. Am 13.8.1994 lagen die Strömungsgeschwindigkeiten zwischen 0,12 und 0,31 m/s an Probenstelle A, zwischen 0,05 und 0,63 m/s an Probenstelle D und zwischen 0,03 und 0,16 m/s an Probenstelle G im Unterlauf. Am 15.2.1995 wurden Strömungsgeschwindigkeiten von 0,28 bis 0,76 m/s an Probenstelle A, zwischen 0,62 und 1,1 m/s an Probenstelle D und zwischen 0,07 und 0,22 m/s an Probenstelle G gemessen. Dabei ist anzumerken, dass diese Messwerte erst etwa eine Woche nach dem Peak des Starkschüttungsereignisses aufgenommen wurden (siehe Abb. 2). Neumann 1995 konnte bei einem deutlich schwächeren Hochwasser 1991 Strömungsgeschwindigkeiten von bis zu 1,3 m/s im Breitenbach beobachten.

4.2.2.2 Dicke der oxischen und anoxischen Schicht (Ergebnisse des Nageltests)

Die Dicke der oxischen Schicht variierte zwischen 0,5 cm und >12 cm, wobei die dünnsten oxischen Schichten im Unterlauf, Oktober - November 1994) gemessen wurden. Weiterhin konnten die Nägel schwache Sedimentumlagerungen indizieren. Bei stärkeren Sedimentaustragungen fielen die Nägel im besten Fall um, oft wurden sie jedoch trotz ihrer farblichen Markierung nicht wiedergefunden, so im Februar 1995, nach dem Hochwasser. Weiterhin wurden Nägel erst ab Oktober 1994 exponiert, so dass der Datensatz ohnehin lückig war. Weiterhin zeigte sich, dass die Dicke der oxischen Schicht im Abstand von je 10 cm gemessen zwischen 0,5 cm und 3,5 cm Dicke schwanken konnte, so dass die Ergebnisse nur allgemeine Trends für die Probenstellen anzeigen konnten, nicht aber für einzelne Sedimentproben repräsentativ waren, da diese im Abstand von mindestens 10 cm vom Nagel gezogen wurden, um Beeinflussung der Nematodenfauna durch Metallionen der Nägel

auszuschließen. Bei dieser kleinräumigen Variabilität konnte kein enger Zusammenhang zwischen den Nageltestdaten und der Nematodenbesiedlung der benachbarten Proben erwartet werden. Deswegen und wegen der Lückigkeit des Datensatzes wurden die Daten in der quantitativen Auswertung nicht verwendet, und auf eine detaillierte Darstellung sei hier verzichtet. Generell stimmten die Befunde mit Wagner et al. 1993 überein.

4.2.2.3 Korngrößen - Herleitung der Kenngrößen, bezogen auf das Volumen und auf die Zahl der Partikel

Die Korngrößenverteilung von Boden- und Sedimentproben kann für jede Probe als Summenkurve dargestellt werden, in der ökologischen Literatur wird jedoch meist nur eine

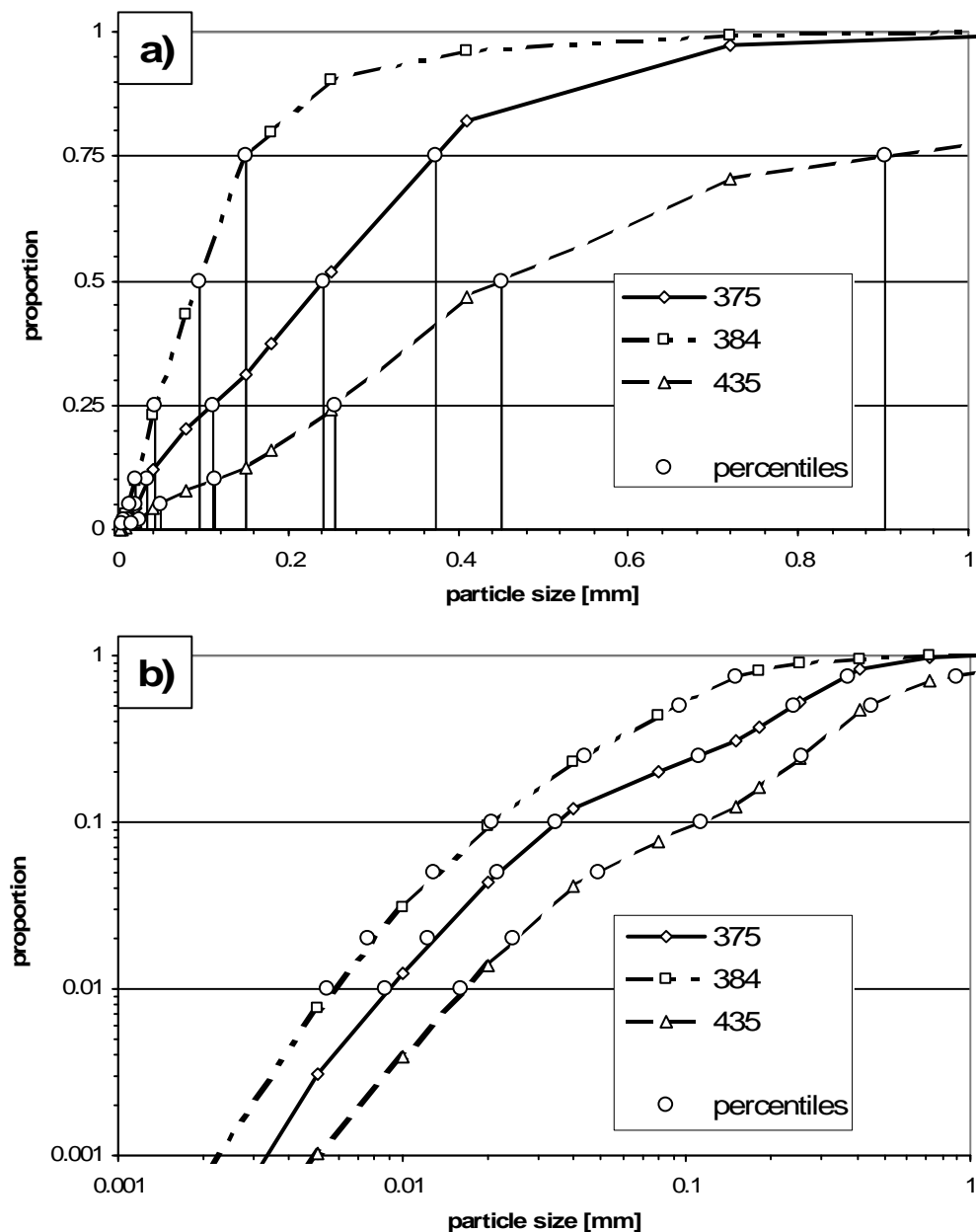


Abb. 3: Korngrößen-Summenkurven dreier ausgewählter Proben mit eingezeichneten Perzentilen. Volumenbezogene Daten. Die gleichen Datensätze a) linear skaliert dargestellt mit Hilfslinien für die Perzentile (hier: Quartile), b) logarithmisch skaliert.

einfache Kennzahl pro Probe angegeben, meist die der mittleren Korngröße, bezogen auf das Volumen bzw. Gewicht der differenzierten Partikelgrößen. Abb. 3 zeigt exemplarisch die Summenkurven von drei Proben. Probe 375 steht für eine Probe mittlerer Korngrößenverteilung (Mittellauf Januar 1995), Probe 384 für eine feinkörnige (Unterlauf Januar 1995) und Probe 435 für eine eher grobe (Mittellauf Februar 1995). In der Unterabbildung a) wurden die Daten linear skaliert dargestellt und mit optischen Hilfslinien für die Perzentile versehen, in Unterabbildung b) logarithmisch, um die Kennzahlen für feine Partikelgrößen darzustellen.

Die Verwendung z.B. des 1%-Perzentils als Kenngröße ist insofern von Interesse, als für das Vorkommen bakterienfressender Nematodenarten der Anteil sehr feiner Fraktionen im Sediment entscheidend sein könnte. Bei Lebendbeobachtungen bakterienfressender Nematoden beobachtete Traunspurger (pers. Mittlg.) häufig eine Unterbrechung der Saugpump-Bewegung des Oesophagus mit Strömungsumkehrung, wenn mineralische Partikel in die Mundöffnung gerieten: Der Nematoden stoßen diese Partikel wieder aus. Eigene Beobachtungen an Monhysteriden bestätigten dies. Da der Mundhöhlendurchmesser der dominierenden Gattung *Eumonhystera* je nach Art zwischen 3 und 6 μm beträgt, sind möglicherweise die Anteile dieser Korngrößen im Sediment bedeutsamer als die üblicherweise durch Siebung differenzierten. Daher war die Hypothese zu überprüfen, ob zu viele kleine Partikel (um 5 μm) eine häufige Unterbrechung der Nahrungsaufnahme bewirken, also ein negativer Zusammenhang zwischen der Anzahl kleinster mineralischer Partikel und der Abundanz der Nematoden bestehen sollte. Die Verwendung eines Laser-Partikelzählers und die Kombination dieser Daten mit den klassisch bestimmten Korngrößen erlaubte auch die Differenzierung feiner Partikelgrößen (siehe 4.1.2.3.1).

Die Differenzierung sehr feiner Partikelgrößen scheint umso gerechtfertigter, als die feinsten Partikel, auch wenn ihr Anteil am Gesamtvolumen der Proben vernachlässigbar gering ist, den größten Anteil an der Gesamtpartikelzahl ausmachen. Ein Sandkorn mit 2 mm Korndurchmesser hat das 10^9 -fache Volumen (und Gewicht) eines 2 μm großen Partikels des gleichen Materials, entsprechend zahlreicher müssen die Partikel kleiner Fraktionen sein, um wenige Partikel größerer Fraktionen aufzuwiegen. Um aus den Volumina (bzw. Gewichten) der differenzierten Größenfraktionen die Partikelzahlen näherungsweise zu ermitteln, wurden die Fraktions-Gewichte (Siebungsmessungen) bzw. Fraktionsvolumina² (Partikelzähler) durch das mittlere Volumen der Partikel jeder Größenklasse geteilt. Dieses wurde grob abgeschätzt, indem jeweils der obere Grenzwert jeder Größenfraktion mit drei potenziert wurde (Modellannahme: Partikelform = würfelförmig). Dies ist eine grobe Schätzung, da das mittlere Volumen einer Größenklasse zwischen Minimal- und Maximalwert liegt, die tatsächlichen Partikelzahlen pro Größenfraktion damit höher als die berechneten Werte sind. Für einen groben Vergleich der Proben miteinander ist diese Abschätzung jedoch zulässig. Zur Veranschaulichung sind in Abb. 4 Frequenzhistogramm

² Zwar zählte der Laser-Partikelzähler zunächst Partikel, aber gab nur auf Volumen umgerechnete Ergebnisse aus. Diese interne Umrechnung erfolgt unter der Annahme würfelförmiger Partikel. Die Rohdaten in Form von Partikelzahlen waren nicht verfügbar und mussten daher rückberechnet werden.

und Summenkurve einer Probe mittlerer Korngröße dargestellt, einmal bezogen auf das Volumen, einmal auf die Partikelzahl der jeweiligen Fraktionen.

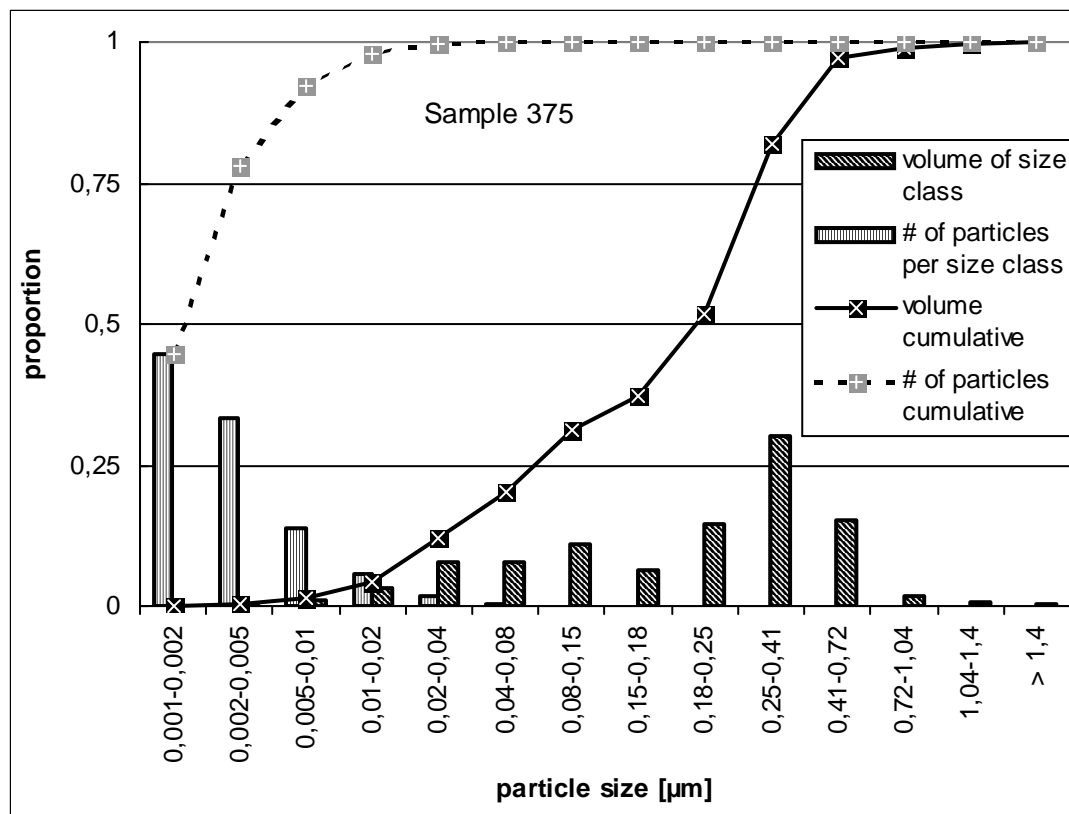


Abb. 4: Volumina und Partikelzahlen der differenzierten Größenklassen in Probe 375.

Dargestellt sind jeweils Frequenzhistogramm und Summenkurve. Skalierung der Abszisse nicht linear, sondern nach Kategorien. Die sieben kleinsten Größenklassen wurden per Laser-Partikelzähler, die sechs größten gravimetrisch (trockene Siebung) ermittelt. Die Messlücke 0,15 µm - 0,18 µm wurde durch Interpolierung geschlossen. Weitere Erläuterungen siehe Methoden.

Aus der Summenkurve wurden wie für die Volumina wiederum der Median als die mittlere Korngröße, hier bezogen auf die Anzahl der Partikel, das 75 % - und das 90 % - Perzentil berechnet.

In den untersuchten Sedimenten waren im Mittel über 50% aller Partikel kleiner als 2,0 µm. Als Maßzahlen wurden wiederum der Median und das 75%-Perzentil der Partikelanzahlen berechnet. Der Median für die Partikelzahlen der Proben lag bei 1,8 µm (0,3 µm - 2,7 µm), das 75 % - Perzentil bei 4,3 µm (3,1 - 5,8 µm) und das 90 % - Perzentil bei 8,2 µm (4,8 - 11,8 µm). In den Abbildungen der räumlich-zeitlichen Verteilungen (Abb. 5 a) - Abb. 7 a)) sind der Median der Anzahlen (#.mean) und das 75 % - Perzentil der Anzahlen (#. 75%) unter den entsprechenden Werten der Volumina dargestellt.

Zusammenfassung Korngrößen

Die untersuchten Sedimente waren überwiegend sandig, diese Fraktion machte im Mittel 76.5% aller mineralischen Partikel aus. Die Mittelwerte und Spannweiten der Fraktionen aus 48 analysierten Proben werden in Tab. 4 zusammenfassend dargestellt. Die weiten Spannen verdeutlichen die Heterogenität des Bachsedimentes. Eine weitergehende detaillierte Analyse sollte erlauben, Sedimentparameter mit der Besiedlung durch Nematoden in Beziehung zu setzen.

Tab. 4: Anteile mineralischer Fraktionen an den untersuchten Proben (n=48)

	Klassendefinition	Mittelwert [%]	Spanne [%]
Kies	2 – 63 mm	5,9	0 – 77,5
Sand	0,63 – 2 mm	76,5	22,0 – 96,9
Schluff	0,002 – 0,63 mm	17,5	0,5 – 39,6
Ton	<0,002 mm	0,041	0,001 – 0,127

4.2.2.4 Die Sedimente an den Probenstellen im Jahreslauf

Die raum- zeitliche Verteilung der unterschiedlichen Sedimente wird im folgenden dargestellt (Abb. 5 - Abb. 7 a) - d). In den Unterabbildungen a) und b) sind Kennziffern der Korngrößenzusammensetzung zusammengestellt. Es handelt sich um eine Kombination der durch Siebung (0,18 mm als feinste Maschenweite) ermittelten Korngrößenverteilung nach Gewicht mit den durch den Laser-Partikelzähler bestimmten feineren Korngrößen (2 µm - 150 µm) nach Volumen und nach Partikelzahl (siehe Methoden).

In Abb. a) sind oben jeweils Quartil- bzw. Perzentilmaße dargestellt, die aus den Kornsummenkurven für die Volumina abgeleitet wurden. Die dargestellten Maße geben die Punkte auf den Summenkurven an, bei denen 50 % (Medianwert) bzw. x % der Sedimentmenge kleiner als die durch die Punkte bezeichneten Korngrößen sind. Zwei weitere Reihen (Signatur „#“ für Anzahl) geben Median und 75%-Perzentil der mittleren Korngröße nach Partikelzahlen an (50% bzw. 75% aller Partikel (Anzahl) waren kleiner als die angegebene Korngröße, s. Material und Methoden, S. 28).

In der Abb. b) werden die Volumen-Anteile der Siebfraction bzw. der Partikelgrößenklassen am Gesamtsediment dargestellt. Die größte Siebfraction ist dunkel, die folgenden sind zunehmend heller dargestellt. Die größte Partikelgrößenklasse ist wiederum am dunkelsten dargestellt.

In Abb. c) sind Wassergehalt (Prozent vom Nassgewicht) und spezifisches Gewicht (Dichte: g Masse pro ml Volumen), in Abb. d) der Phospholipidgehalt (nmol pro ml Sediment) sowie der Anteil organischer Substanz in Prozent vom Nassgewicht dargestellt. Fehlerindikatoren bezeichnen die Standardabweichung, soweit berechenbar (nur einseitig eingezeichnet).

Die Änderungen im Jahreslauf folgen an den drei Probenahmestellen keinem einheitlichen Muster und werden daher einzeln behandelt, wobei die Ergebnisse für den

Mittellauf mit den kürzesten Beprobungsintervallen detaillierter dargestellt werden als die übrigen.

4.2.2.4.1 Oberlauf

Der Verlauf der Sedimentparameter des Oberlaufes ist in Abb. 5 a) - d) dargestellt. Vom Oberlauf wurden die wenigsten Proben ausgewertet, im August 1994 sogar nur ein Sedimentkern. Die Ergebnisse müssen daher nicht immer repräsentativ für den ganzen Bachabschnitt sein.

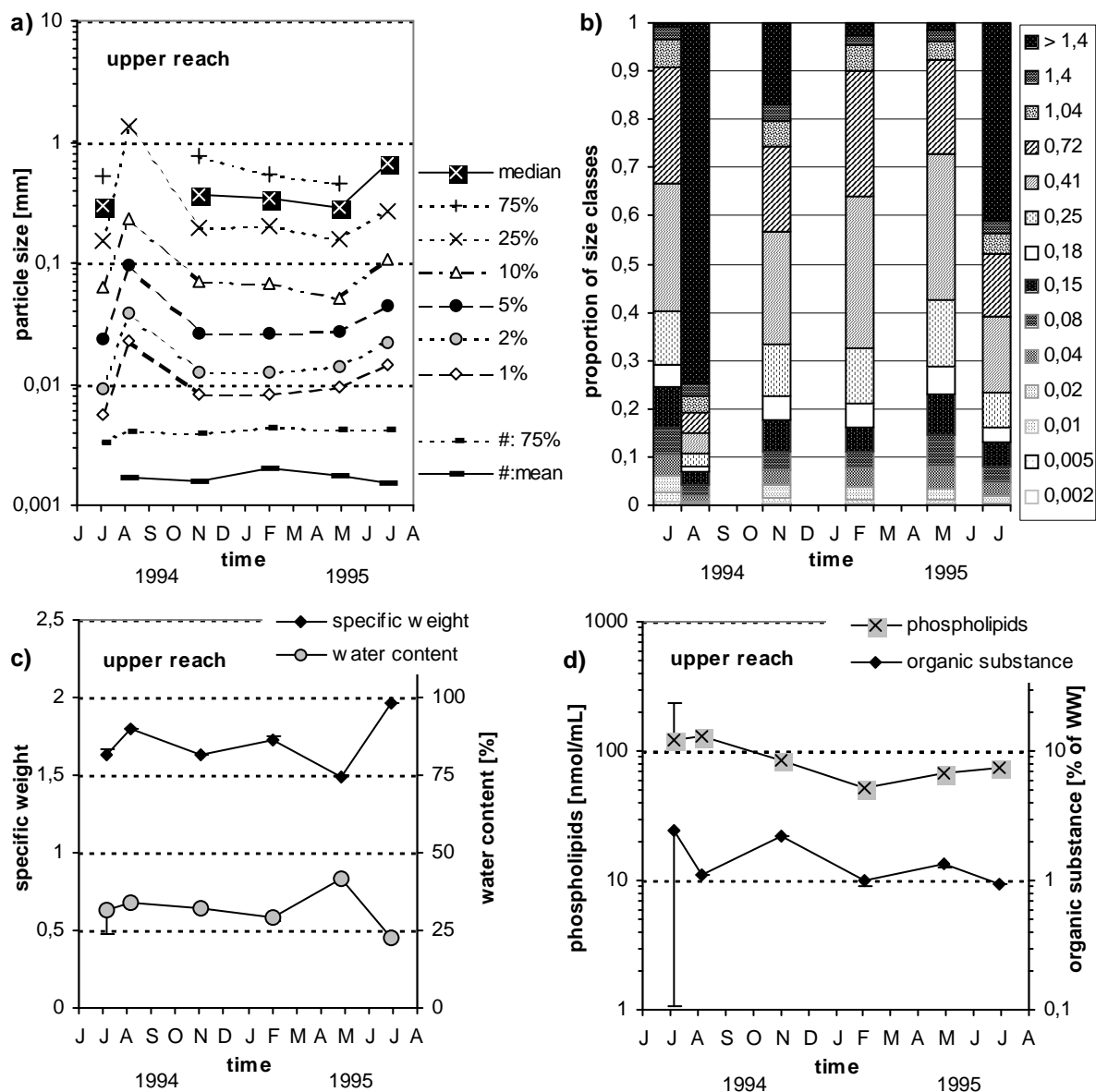


Abb. 5: Sedimentcharakteristika im Oberlauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995
 0 - 3 cm Sedimenttiefe: Abb. a) stellt die mittlere Korngröße (Median) sowie einige Perzentilwerte dar, Abb. b) die Anteile der Siebfraktionen bzw. Partikelgrößenklassen an den Sedimentproben (angegebene Ziffern: Obergrenze der Größenklasse in mm). In Abb. c) sind Wassergehalt (%) und spezifisches Gewicht, in Abb. d) der Phospholipidgehalt sowie der Anteil organischer Substanz in Prozent vom Nassgewicht dargestellt. Siehe Text

Der starke Anstieg der Korngrößen (Abb. 5 a), b)) vom Juli zum August 1994 kann zufallsbedingt sein. Von der Probe August konnte keine mittlere Korngröße berechnet werden, da mehr als die Hälfte des Probenvolumens gröber als das größte Sieb war. Ansonsten bewegte sich die mittlere Korngröße zwischen 0,25 und 0,41 mm, im Juli 1995 bei etwa 0,7 mm. Insgesamt war die Korngrößenverteilung auffällig gleichförmig. Das Winterhochwasser, welches auch die Schüttung der Quelle stark beeinflusste (Abb. 2 a)) scheint, wenn überhaupt, nur wenig nachhaltige Auswirkung auf die Korngrößenzusammensetzung gehabt zu haben. (Abb. 5 a), b)). Im Februar, als im Mittel- und Unterlauf deutliche Verschiebungen zu groben Körnungen festgestellt wurden, war das Sediment im Oberlauf intermediär zwischen den im November 1994 und im Mai 1995 ermittelten. Bis zum Mai waren die Sedimentkörnungen nur etwas gleichförmiger geworden; die groben und mittleren Fraktionen waren feiner, die feinsten dagegen gröber geworden (Abfall der 10 % - 75 % - Perzentilkurven, Anstieg der 1 % bis 5 % Perzentilkurven).

Allerdings wurde im Februar die größte mittlere Korngröße, bezogen auf die Partikelzahl, festgestellt (Abb. 5 a), "#: mean" und "#: 75 %" - Perzentil). Anders ausgedrückt: im Februar waren 50 % aller Partikel kleiner als 2,1 μm , während dieser Wert sonst zwischen 1,7 und 1,4 μm lag. (Im Juli 1994 konnte die mittlere Korngröße der Partikelzahl nicht bestimmt werden, da über 50% aller Partikel kleiner als die kleinste differenzierte Kategorie war. Dies war auf das Vorhandensein toniger Klumpen im Sediment zurückzuführen.)

Das spezifische Gewicht (Abb. 5 c)) der Sedimentproben des Oberlaufes lag zwischen 1,5 und 2,0, der Wassergehalt zwischen 23 % und 43 %, wobei das niedrigste spezifische Gewicht zusammen mit dem höchsten Wassergehalt im Mai 1995 auftrat. Der Anteil organischer Substanz und der Phospholipidgehalt (Abb. 5 d)) zeigten einen deutlich parallelen Kurvenverlauf (Ausnahme wieder die Probe August 1994) bei insgesamt leicht fallendem Trend im Versuchszeitraum. Der Gehalt organischer Substanz schwankte zwischen 0,9 % und 2,4 % des Naßgewichts, der Phospholipidgehalt (als Maß für (mikro)biologische Aktivität) lag im Monatsmittel zwischen 52 und 132 nmol pro ml Sediment, wobei der niedrigste Wert im Februar 1995 bestimmt wurde, nach dem Schüttungspeak.

4.2.2.4.2 Mittellauf

Die mittleren Korngrößen lagen meist zwischen 0,18 und 0,41 mm. Bei beiden Korngrößendarstellung (Abb. 6 a), b)) hoben sich die Proben vom März 1995 mit auffällig hohen Anteilen grober Korngrößen von den übrigen ab (mittlere Korngröße über 1 mm). Diese groben Sedimente traten nach einer mehrwöchigen Periode hoher Wasserschüttung (über 50 L/s im Tagesmittel, s. Abb. 2) auf. Weitere vergleichsweise grobe Sedimente wurden im Juli und November 1994 angetroffen; hier waren vor allem die ganz feinen Partikelgrößen unterrepräsentiert. Die niedrigsten mittleren Korngrößen wurden im Oktober 1994, im Januar 1994 und vor allem von Mai bis Juli 1995 angetroffen, also nur 2 Monate nach den auffällig

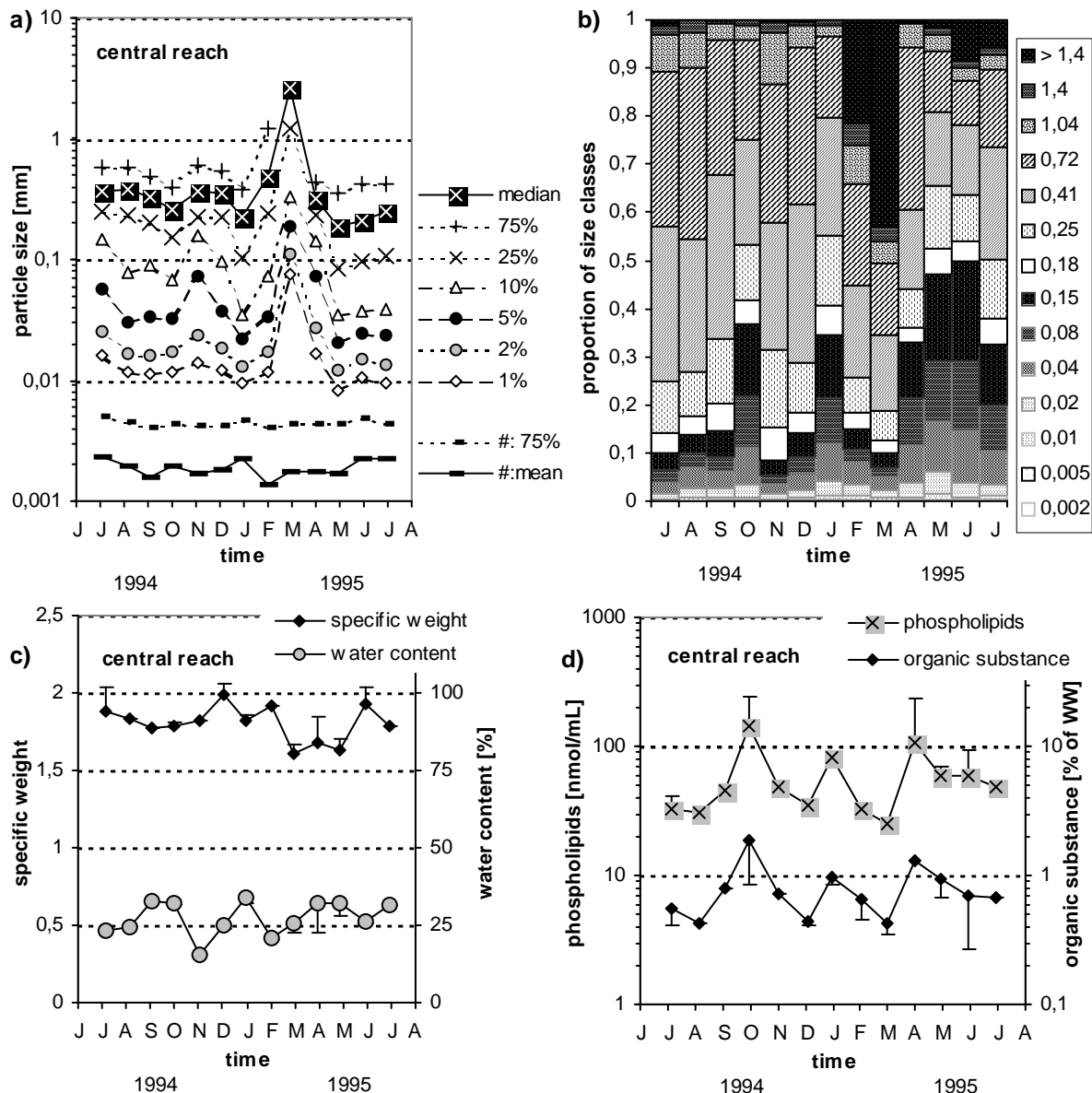


Abb. 6: Sedimentcharakteristika im Mittellauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995

0 - 3 cm Sedimenttiefe: Abb. a) stellt die mittlere Korngröße (Median) sowie einige Perzentilwerte dar, Abb. b) die Anteile der Siebfractionen bzw. Partikelgrößenklassen an den Sedimentproben dar (angegebene Ziffern: Obergrenze der Größenklasse in mm). In Abb. c) sind Wassergehalt (%) und spezifisches Gewicht, in Abb. d) der Phospholipidgehalt sowie der Anteil organischer Substanz in Prozent vom Nassgewicht dargestellt. Siehe Text

grobkörnigen Verhältnissen. Dieses Muster setzt sich ähnlich im Feinpartikelbereich bis zu Partikelgrößen um 10 μm fort. Das winterliche Hochwasser hatte die Korngrößen nur kurzfristig in das grobe Spektrum verschoben. Die feinkörnigsten Sedimente der gesamten Untersuchungsperiode wurden nicht nach der langdauernden Niedrigwasserperiode des Jahres 1994 beobachtet, sondern im Mai und Juni 1995 (bis zu 50 % der Sedimentmenge bestand aus Partikeln kleiner 0,15 mm, also aus Partikelgrößen, die sich einer Differenzierung durch Siebung entziehen). Allerdings waren in den Sedimenten vom Juni 1995 auch auffällig hohe Anteile der größten Siebfraction enthalten, mittlere Korngrößen dagegen unterrepräsentiert.

Der Median und das 75 % - Perzentil der Partikelzahlen (Abb. 6 a): "#: mean" und ",": 75 %" - Perzentil zeigten dagegen ein anderes Muster. Die mittlere Korngröße bezüglich Zahl der Partikel sank am Februar von einem der höchsten Werte ($0,23\ \mu\text{m}$) auf den niedrigsten ($0,13\ \mu\text{m}$), was wiederum auf das Vorhandensein von Lehm und Ton in einigen Sedimentkernen zurückzuführen ist. Ansonsten zeigen diese Kenngrößen kaum Zusammenhänge mit den übrigen.

Spezifisches Gewicht und Wassergehalt (Abb. 6 c)) zeigten weder einen deutlichen Zusammenhang miteinander noch mit den Korngrößen. Das spezifische Gewicht schwankte im Mittellauf zwischen 1,5 und 2,1, wobei die niedrigsten spezifischen Gewichte im März 1995 auftraten, als die Sedimente besonders grobkörnig gewesen waren, aber auch noch im April und Mai, als die mittleren Korngrößen bereits deutlich abfielen. Hohe spezifische Gewichte traten im Juli und Dezember 1994 sowie im Juni 1995 auf. Der mittlere Wassergehalt schwankte zwischen 15 % (November 1994) und 34 % (Januar 1995), ohne dass eine Koinzidenz mit anderen Parametern eine schlüssige Deutung ermöglicht hätte.

Der Phospholipidgehalt (als Maß für (mikro)biologische Aktivität) war dagegen deutlich mit dem Anteil organischer Substanz an den Proben korreliert (Abb. 6 d)). Der Anteil organischer Substanz am Frischgewicht schwankte im untersuchten Zeitraum zwischen 0,4 und 1,9 %, der Phospholipidgehalt zwischen 15 und 142 nmol pro ml Sediment. Spitzenwerte traten im Oktober 1994 sowie im Januar und April 1995 auf, die niedrigsten im August und Dezember 1994 sowie im März 1995. Letztere Spitzenwerte koinzidierten mit hohen Anteilen grober Korngrößen. Die erhöhten Werte im Oktober dürften von herbstlichem allochtonem Eintrag verursacht worden sein, die im Januar vermutlich ebenfalls, vielleicht ausgelöst durch das Abflussereignis zum Jahreswechsel, das sich insbesondere in der Schüttung des Aspegaben niedergeschlagen hatte. Beide koinzidierten mit hohen Anteilen feiner Korngrößen.

Im Frühjahr 1995 waren die Zusammenhänge komplexer. Anscheinend verringerte die langanhaltende starke Schüttung den Gehalt organischen Materials bis zum März deutlich. Der starke Anstieg im April fiel mit niedrigerer Wasserschüttung und einer drastischen Erhöhung des Anteils feiner Korngrößen zusammen. Obwohl deren Anteil sich anschließend noch weiter erhöhte, fiel der Gehalt organischer Substanz in der Folge wieder ab, vermutlich, weil einerseits weiterhin erhöhte Schüttung fortgesetzte Austragung organischen Materials verursachte, und andererseits jahreszeitlich bedingt weniger allochtones organisches Material eingetragen wurde.

4.2.2.4.3 *Unterlauf*

Im Unterlauf waren schon visuell beim Probennehmen Veränderungen des Sedimentes aufgefallen, insbesondere zwischen Januar und Februar 1995, als ein starkes Hochwasser (Abb. 2 c) das zuvor braune detritusreiche Sediment großflächig ausgetragen und nur teilweise durch neu angespültes ersetzt hatte, ansonsten waren alte, kolmatierte Schichten freigelegt worden. Die mittlere Korngröße der Sedimentkerne (Abb. 7 a), b)) sprang in diesem

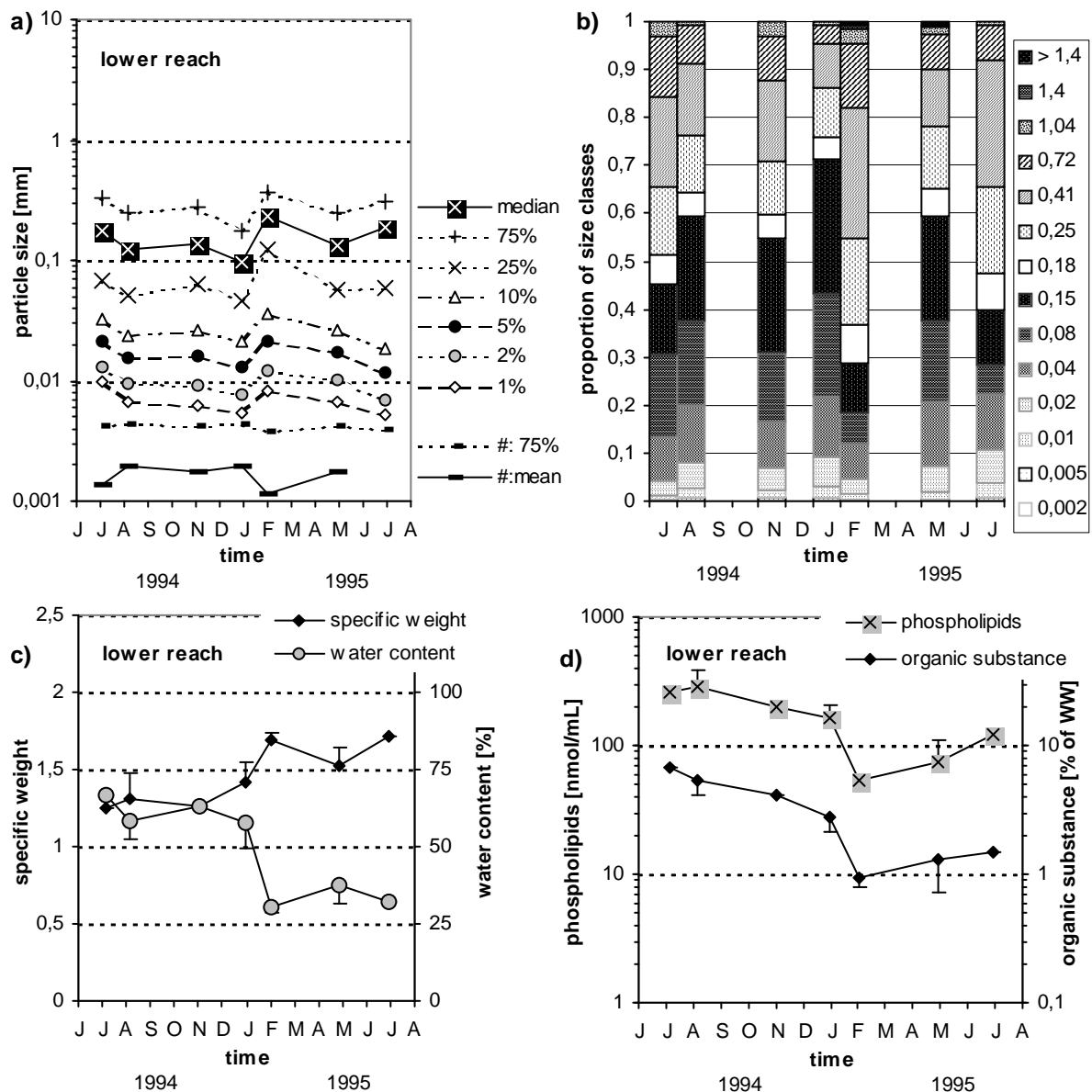


Abb. 7: Sedimentcharakteristika im Unterlauf über den Probenzeitraum Juli 1994 - Juli 1995

0 - 3 cm Sedimenttiefe: Abb. a) stellt die mittlere Korngröße (Median) sowie einige Perzentilwerte dar, Abb. b) die Anteile der Siebfractionen bzw. Partikelgrößenklassen an den Sedimentproben dar (angegebene Ziffern): Obergrenze der Größenklasse in mm). In Abb. c) sind Wassergehalt (%) und spezifisches Gewicht, in Abb. d) der Phospholipidgehalt sowie der Anteil organischer Substanz in Prozent vom Nassgewicht dargestellt. Siehe Text.

Intervall vom niedrigsten auf das höchste Monatsmittel des Untersuchungszeitraumes. Bei der Probennahme im Februar hatte man teilweise den Eindruck, im Unterlauf nun Sediment von dem Typ des im Januar im Mittellauf noch verbreiteten sandigen Typs vorzufinden. Tatsächlich ähnelte die Verteilung der Korngrößenklassen im Februar auffällig derjenigen des Sedimentes, das im Januar im Mittellauf verbreitet gewesen war (Abb. 6 b) und Abb. 7 b)).

Die mittlere Korngröße bezüglich Zahl der Partikel (Abb. 7 a): "#: mean") sank im Februar 1995 von einem der höchsten Werte des Unterlaufes (0,195 μm) auf den niedrigsten

(0,116 μm), ohne dass in diesem Fall Lehm oder Ton in den Sedimentkernen makroskopisch erkennbar gewesen wäre. Es handelte sich allerdings teilweise um sehr alte kolmatierte Schichten mit fest eingebackenen Steinen. Im Juli 1995 konnte die mittlere Partikelgröße hinsichtlich Partikelzahl nicht berechnet werden, da über die Hälfte aller Partikel kleiner als die kleinste differenzierte Größenklasse war.

Hinsichtlich Wassergehalt und spezifischem Gewicht (Abb. 7 c)) unterschieden sich die Sedimentproben des Unterlaufes im Herbst und Winter deutlich von allen übrigen. Der Wassergehalt lag im Mittel bei etwa 60 % und das spezifische Gewicht unter 1,3. Nach dem Winterhochwasser war der Wassergehalt des Sedimentes auf unter 40 % gesunken, während das mittlere spezifische Gewicht auf über 1,5 anstieg.

Auch im Unterlauf waren der Gehalt organischer Substanz und der Phospholipidgehalt deutlich miteinander korreliert (Abb. 7 d)). Beide Parameter waren vor dem Winterhochwasser 1995 auf erheblich höherem Niveau als im Ober- und Mittellauf (der mittlere Anteil organischer Substanz fiel von 6,7 % auf 2,8 % im Dezember 1994 ab, der Phospholipidgehalt von 288 auf 163 nmol pro ml Sediment). Die Werte beider Parameter fielen vom Januar 1995 auf Februar 1995 auf etwa ein Drittel der Werte des Vormonates (0,9 % organische Substanz, 54 nmol Phospholipide pro ml Sediment). Dies entsprach etwa dem Niveau der Werte des Ober- und Mittellaufes. Zum Ende der Untersuchungsperiode stiegen die Werte wieder an.

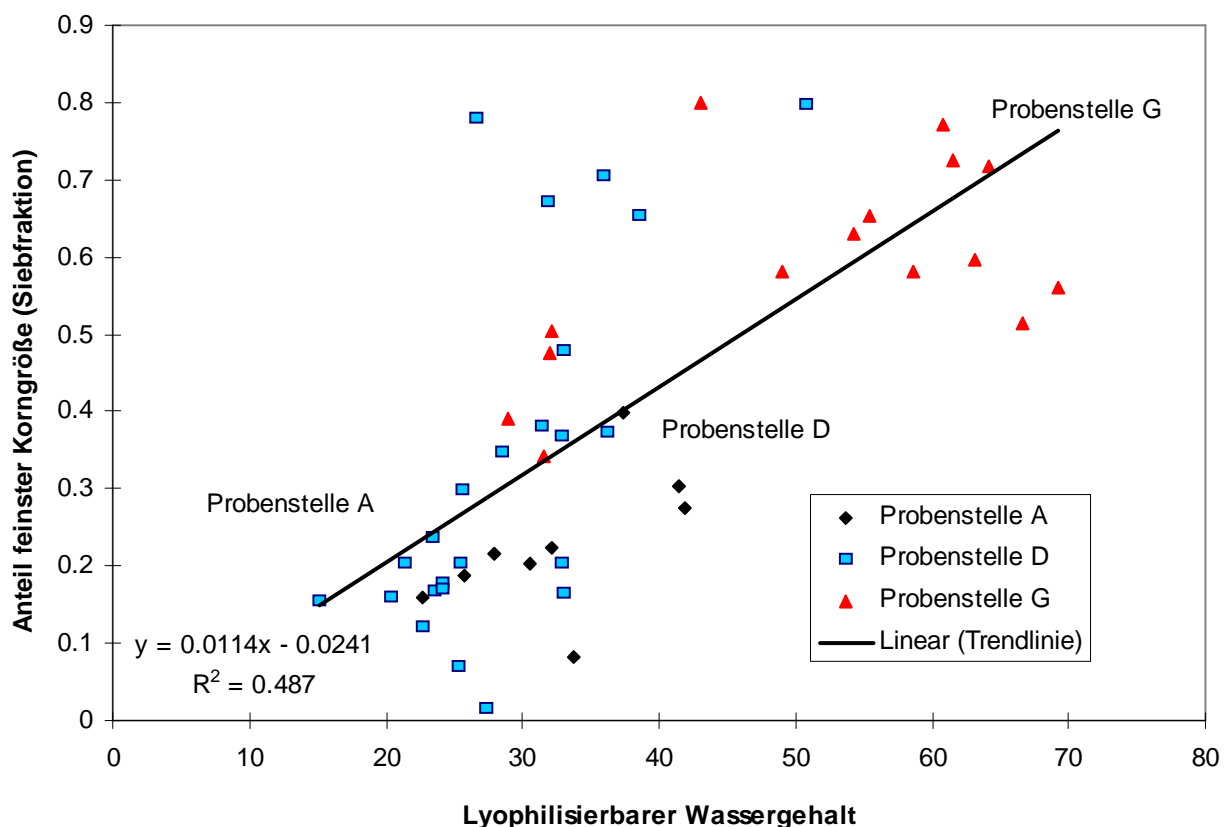


Abb. 8: Korrelation zwischen dem Wassergehalt der Proben und dem Anteil der kleinsten gravimetrisch differenzierten mineralischen Fraktion (Partikel unter 180 μm Durchmesser); $n = 48$.

4.2.2.5 Kreuzkorrelationen zwischen den Sedimentparametern / Umweltvariablen

Eine Reihe von Sedimentparametern wurde auf mögliche Korrelationen miteinander (und mit der Nematodenabundanz, siehe Sektion 4) hin überprüft. Ein Beispiel sei der Zusammenhang zwischen dem Anteil von mineralischen Partikeln unter 180 µm Durchmesser (der kleinsten gravimetrisch differenzierten Fraktion) und dem Wassergehalt der Proben (Abb. 8). Es besteht eine mäßige/schwache positive Korrelation ($R^2 = 0,49$). Weiterhin liegen viele Werte der Proben des Unterlaufes G von den übrigen getrennt.

Ein weiteres Beispiel für eine - hier sehr deutliche - Kreuzkorrelation (Abb. 9) ist die Beziehung zwischen Organischem Gehalt des Sedimentes (% angegeben als Gewichtsverlust beim Muffeln, bezogen auf das Nassgewicht der Probe) und dem Phospholipidgehalt (angegeben als nmol GlyP / g Nassgewicht).

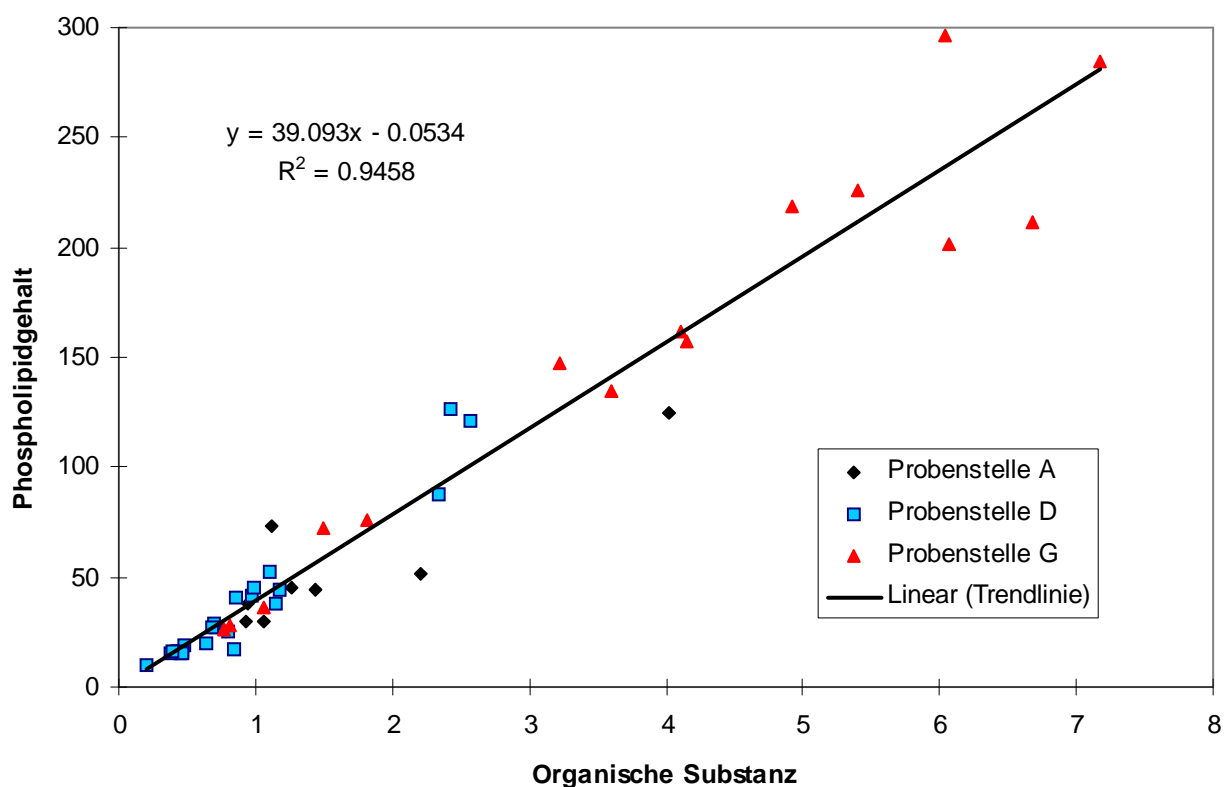


Abb. 9: Korrelation zwischen Organischem Gehalt [%] und mikrobieller Aktivität, gemessen als Phospholipidgehalt (als nmol GlyP / g WW); n = 48

Die Korngröße der Sedimente kann auf verschiedene Weise analysiert werden, neben der mittleren Korngröße und anderen Quantilen, die sich auf Gewicht oder Volumen beziehen, kann auch eine Kenngröße verwendet werden, die auf der Anzahl von Partikeln basiert. Wie zu erwarten, sind solche unterschiedlichen Interpretationen des gleichen Parameters deutlich kreuzkorreliert (Abb. 10). Am oberen Ende der Skala, also bei groben Sedimenten, waren die beiden Kenngrößen voneinander unabhängig, d.h. aus dem Anteil der kleinsten Siebfraktion konnte nicht auf die mittlere Korngröße geschlossen werden und umgekehrt.

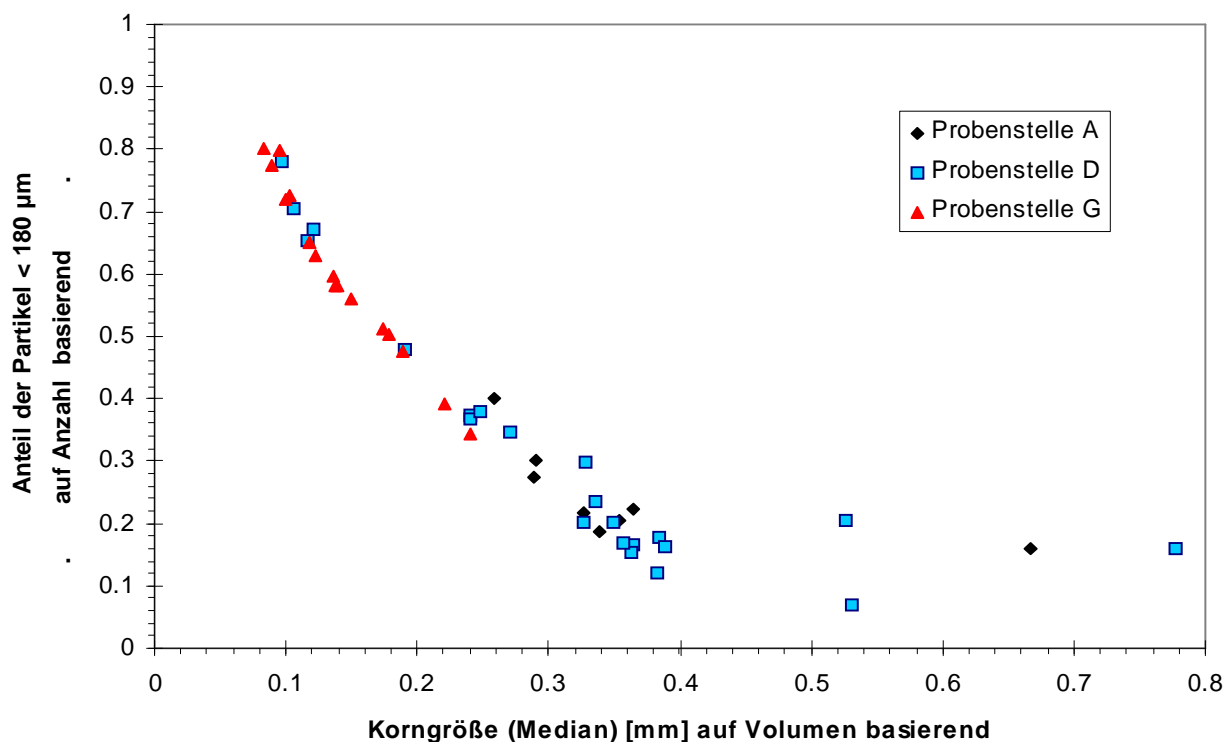


Abb. 10 Zusammenhang zwischen zwei Korngrößenparametern, der auf Volumen basierenden Median und dem auf Partikelzahl basierenden Anteil von Partikeln < 180 µm (n = 48)

Für die multivariate Redundanzanalyse (RDA) sollte nur eine begrenzte Anzahl von Parametern verwendet werden, die untereinander nicht stark kreuzkorreliert sein dürfen. Daher wurden alle als aussagekräftig eingestuften Parameter auf Kreuzkorrelationen untereinander getestet (R^2 nach Pearson) sowie die einseitige Signifikanz angegeben. Die berechneten Korrelationskoeffizienten und Signifikanz sind in Tab. 5 dargestellt und die höheren Werte graphisch hervorgehoben (berechnet aus 46 Proben). Farbsignaturen s. Tab. 30, S. 292.

Tab. 5: Test auf Kreuzkorrelationen zwischen verschiedenen Sedimentparametern
 R^2 nach Pearson im Dreieck rechts oben, einseitige Signifikanz der Korrelation links unten

R^2 p	Termin	Korn Median	Vol. <0,18mm	75% Quant #	Spez.Gewicht	Wassergehalt	Mikrob. Akt.	Org. Mat.	Flut_Vor_Nach	Flut_seit	Ort ordinal
Termin	-	-0.016	-0.018	0.035	0.304	-0.353	-0.472	-0.526	0.873	-0.412	-0.160
Korn Median	0.4589	-	-0.442	-0.119	0.155	-0.197	-0.158	-0.213	0.063	-0.119	-0.264
Vol. <0,18mm	0.4534	0.0010	-	0.225	-0.610	0.657	0.618	0.595	-0.108	0.254	0.615
75% Quant #	0.4083	0.2152	0.0666	-	0.016	0.055	0.006	-0.033	-0.056	0.184	0.131
Spez.Gewicht	0.0198	0.1514	0.0000	0.4580	-	-0.865	-0.631	-0.749	0.209	-0.151	-0.485
Wassergehalt	0.0081	0.0953	0.0000	0.3581	0.0000	-	0.692	0.813	-0.367	0.353	0.541
Mikrob. Akt.	0.0005	0.1472	0.0000	0.4830	0.0000	0.0000	-	0.945	-0.437	0.336	0.471
Org. Mat.	0.0001	0.0779	0.0000	0.4145	0.0000	0.0000	0.0000	-	-0.465	0.327	0.503
Flut_Vor_Nach	0.0000	0.3386	0.2380	0.3568	0.0813	0.0061	0.0012	0.0006	-	-0.749	-0.168
Flut_seit	0.0022	0.2164	0.0446	0.1102	0.1575	0.0081	0.0111	0.0132	0.0000	-	0.123
Ort ordinal	0.1444	0.0380	0.0000	0.1932	0.0003	0.0001	0.0005	0.0002	0.1318	0.2068	-

Wie bereits oben erwähnt, waren spezifisches Gewicht und Wassergehalt der Sedimente sowie organischer Gehalt und mikrobielle Aktivität am deutlichsten miteinander korreliert. Starke Beziehungen bestanden auch zwischen organischem Material und spezifischem Gewicht sowie organischem Material und Wassergehalt. Ferner war ein Zusammenhang zwischen dem Probenahmetermin und der binären Variable "vor / nach Flut" offensichtlich sowie auch zwischen letzterer und der hyperbolischen Variable "Flut_seit" unvermeidbar.

Bei der kanonischen Korrespondenzanalyse sowie der Redundanzanalyse können die Effekte einzelner Variablen herausgerechnet werden, indem sie als Kovariablen definiert werden. Dies bietet sich für den Probenahmetermin an (dort aber als Dummyvariable definiert, vgl. 6.1.5.1.3, S. 162), da systemimmanente Zusammenhänge zwischen Nematodenbesiedlung und Sedimentparametern unabhängig von jahreszeitlichen Effekten ermittelt werden sollten. Auch die Probenstelle (Variable Ort) kann als eine mehrere andere Parameter integrierende Variable gesondert betrachtet werden, auch wenn die Zusammenhänge zwischen Sedimentparametern und Probenstelle weniger deutlich waren als erwartet. Zur weiteren Analyse des Beitrags einzelner Sedimentparameter zur Gesamtvariabilität siehe im Abschnitt Multivariate Analyse, S. 158.

4.2.3 Extraktionsverfahren

4.2.3.1 *Sedimentationsgeschwindigkeiten*

Nematoden:

Ein etwa 5 mm langer, fixierter Nematode sank mit einer Sinkgeschwindigkeit von etwa 7 mm/sec, was die Obergrenze der Sinkgeschwindigkeit markieren dürfte. Lebende Nematoden wurden wiederholt gemessen. Ein 3 mm langer Nematode brauchte im Wasser 12 - 19 sec pro cm Sinkstrecke (6 Wiederholungen), hatte also Sinkgeschwindigkeiten von 31 - 48 mm pro Minute, ein 500 µm langer Nematode sank ca. 1,7 mm pro Minute (1,3 - 2 mm / min), siehe Abb. 11. Bei noch kleineren Individuen war eine sicherere Beobachtung nicht gewährleistet. In diesen Tests spielte die Schwimmbewegung der Nematoden keine wesentliche Rolle obwohl kleine Monhysteriden gute Schwimmer sind, die über längere Zeit beim Schwimmen in Petrischalen beobachtet werden konnten). Im Test konnten Konvektionsströmungen im Beobachtungsgefäß den Nematoden wieder aufsteigen lassen. Mehrfach wurde eine Anheftung an der Glaswand beobachtet. Ein etwa 2 mm langer Nematode konnte dabei beobachtet werden, wie er über 30 min. ca. 5 mm unter dem Oberflächenhäutchen mehr oder weniger bewegungslos hing. Leider scheiterte der Versuch, das Individuum zu präparieren, so dass nicht geklärt werden konnte, um welche Spezies es sich handelte und welcher Art die Verbindung zum Oberflächenhäutchen war. Es hätte sich sowohl um eine Pflanzenfaser oder Pilzhyphe handeln können, an die der Nematode sich angeheftet hatte, als auch um einen Sekretfaden, der durch Adhäsionskraft an der Oberfläche gehalten wurde.

Mit den Schwanzdrüsen an Detrituspartikel oder Sandkörner angeheftete Nematoden konnten mehrfach bei der Präparation beobachtet werden. Die Verbindungen waren teilweise auch beim fixierten Individuum so innig, dass der Nematode zusammen mit dem Sandkorn auf den Objektträger überführt werden musste. In solchen Fällen entspricht die Sedimentationsrate des Nematoden der des Sandkornes.

In Magnesiumsulfat-Lösung der Dichte 1,18 konnte keine Sedimentation festgestellt werden. Allerdings war die Zahl der Nematoden, die über 10 - 20 Minuten beobachtet werden konnten, sehr gering ($n = 5$): Oft drifteten die Nematoden aus dem Sichtfeld oder Tiefenschärfebereich und konnten nicht weiter verfolgt werden. Die Vermutung, dass die Nematoden bei längerer Exposition in Magnesiumsulfat-Lösung infolge osmotischer Effekte Flüssigkeit verlieren, kollabieren und absinken, konnte nicht durch Beobachtung erhärtet werden, vermutlich aus methodischen Gründen. Weiterhin gilt die oben beschriebene Einschränkung, dass kleinere Nematoden (kleiner als $500\text{ }\mu\text{m}$) nicht sicher erkannt werden konnten. In Ludox-Lösung konnten auch größere Nematoden kaum erkannt werden, da das Medium trüb ist, auch dort war keine Sedimentation zu beobachten.

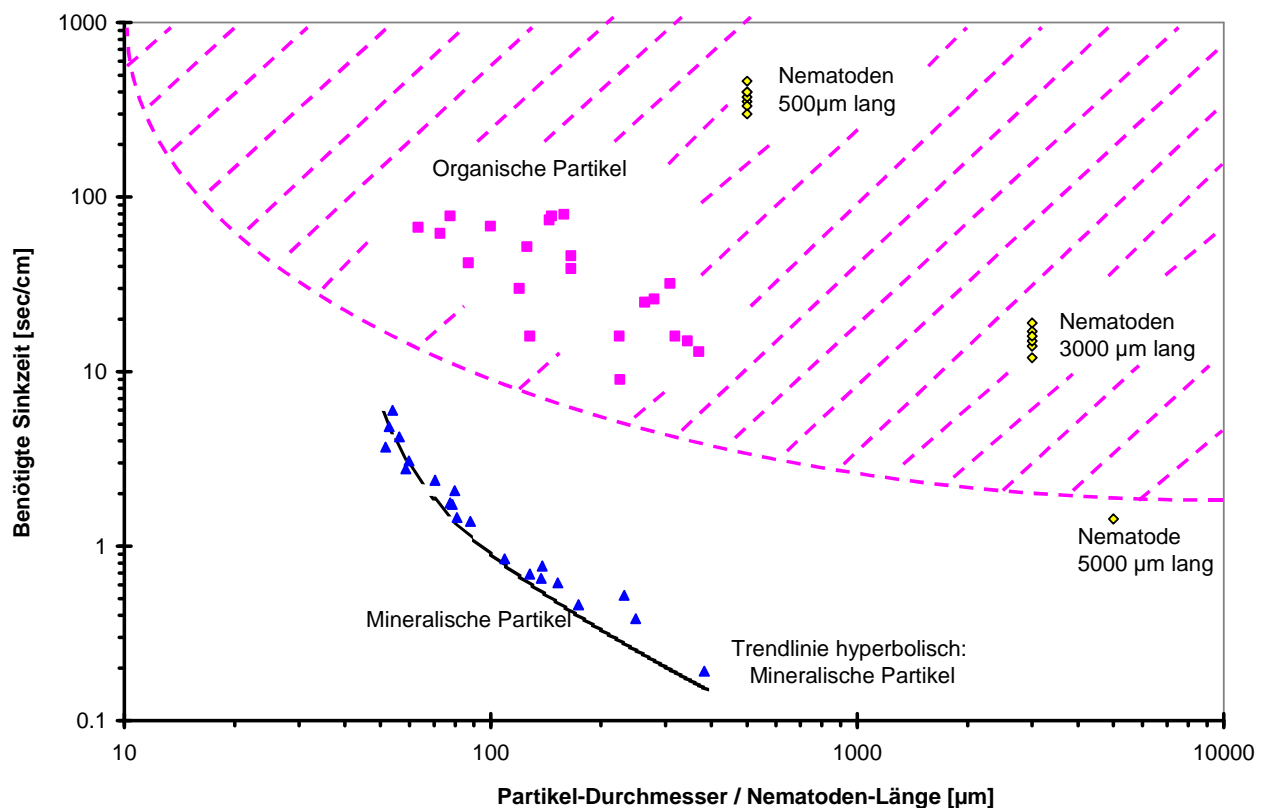


Abb. 11: Sedimentationsdauer organischer und mineralischer Partikel.

Die vermessenen organischen Partikel können nicht als repräsentativ angesehen werden, daher zur Veranschaulichung eine schraffierte hypothetische Fläche, sowie die gemessenen Nematoden-Sinkzeiten

Mineralische und organische Partikel

Bei den mineralischen Partikeln (Sand und Schluffpartikeln) bestand in Wasser eine klare Beziehung zwischen Partikelgröße und Sinkgeschwindigkeit, was bei organischen

Partikeln nicht der Fall war. Viele organische Partikel setzten sich in dem Versuchsgefäß nicht ab, so dass die gemessenen Partikel lediglich den Unterrand der von mir erwarteten Verteilung markieren (siehe Abb. 11).

Bei den Spülverfahren wurden praktisch alle organischen Partikel mit ausgespült und behinderten das Sieben. Größere Siebmaschenweiten wie 63 µm oder größer erleichterten den Siebvorgang und das spätere Auszählen, ließen jedoch kleine Nematoden mit passieren. Mit 20 µm Maschenweite waren die Individuenzahlen um ein Vielfaches höher, allerdings stieg der Arbeitsaufwand erheblich. Auch in den Extraktionsflüssigkeiten höherer spezifischer Dichte blieb ein gewisser Anteil organischer Partikel (Detritus) auch nach Zentrifugation in Schwebe und erschwerte das Sieben und Auszählen, dieser Arbeitsaufwand war jedoch deutlich niedriger als bei den Spülverfahren.

Alle Methoden, die aktive Migration voraussetzten, hatte erheblich geringere Effizienzen. Das Elutriationsverfahren erbrachte sehr unterschiedliche Ausbeuten, erwies sich jedoch der Dichtezentrifugation generell unterlegen, auch hinsichtlich des erforderlichen Arbeitsaufwandes. Dekantation und Siebung erbrachte bei sehr hohem Arbeitsaufwand ebenfalls weniger hohe Ausbeuten als die Dichtezentrifugationsmethode, weswegen nur 3 Proben mit ersterer Methode ausgewertet wurden. Die verschiedenen Modifikationen der Dichtezentrifugation erbrachten die besten Ergebnisse (s. Abb. 12).

Tab. 6: Auflistung der verwendeten Abkürzungen:

Abkürzung	Erklärung
Baermann	Nasstrichter nach Baermann
WHT-1	Whitehead-Hemming-Tray - Filterschalen
Elutriation	Elutriation nach Boisseau, modifiziert
Dekant.&Sieb	Dekantieren und Sieben nach Overhoff
DZ-MgSO ₄ -1+WHT	Dichtezentrifugation: Magnesiumsulfat-Lösung, einfache Extraktion mit anschließender Reinigung mittels WHT
DZ-MgSO ₄ -1	Dichtezentrifugation: Magnesiumsulfat-Lösung, einfache Extraktion
DZ-MgSO ₄ -3	Dichtezentrifugation: Magnesiumsulfat-Lösung, dreifache Extraktion
DZ-LudoxTM-1+WHT	Dichtezentrifugation: Ludox-Lösung, einfache Extraktion mit anschließender Reinigung mittels WHT
DZ-LudoxTM-1	Dichtezentrifugation: Ludox-Lösung, einfache Extraktion
DZ-LudoxTM-3	Dichtezentrifugation: Ludox-Lösung, dreifache Extraktion
@1, @2, @3, @4	Zentrifugation 1,2,3,4 - Erste, zweite, dritte oder vierte Extraktion der gleichen Probe

4.2.3.2 Extraktionseffizienz verschiedener Verfahren

Es zeigte sich bereits bei den ersten Probennahmen, dass die bei Bodenproben üblichen aktiven Methoden nach Baermann (0-1,6 Nematoden / ml Sediment) und Whitehead-Hemming (0-2,9 Nematoden / ml Sediment) nur geringe Ausbeuten erbrachten. Trotz großer Probenvolumina von bis zu 50 ml wurden nur einzelne Individuen gewonnen; manche Proben schienen nematodenfrei zu sein. Stark überrepräsentiert waren Gruppen mit großer Körperlänge (Dorylaimidae, Mononchidae). Auf eine Darstellung von Einzelergebnissen möchte ich verzichten.

Eine erste Erhöhung der Extraktionseffizienz erbrachte die fraktionierte Siebung nach Overhoff. Die Effizienz der Whitehead-Hemming-Schalen (bezogen auf Volumen des rohen Sedimentes) war höher, als wenn unbehandelte Sedimentkerne auf den Filtern ausgebreitet wurden. Nach Abschluss der Austreibung konnten aber mittels Elutriation oder Dichtezentrifugation erhebliche zusätzliche Anzahlen gewonnen werden (ein Drittel bis das Vierfache der bereits ausgewanderten Individuen).

Bei dem kontinuierlichen Verfahren (Elutriation) verursachte der hohe Anteil feiner Detrituspartikel, die bei einer Durchströmgeschwindigkeit von über 100 ml/min mit auftrieben und das Sieb verstopften, Probleme. Sedimentationsversuche mit fixierten Nematoden hatten allerdings ergeben, dass insbesondere größere Individuen mit einer Geschwindigkeit von 0,7 cm/Sekunde absanken (siehe Abb. 11), so dass die Durchflussrate erhöht werden musste. Daraufhin setzten sich bei manchen Proben die Siebe, über die der Auslauf geleitet wurde, innerhalb kürzester Zeit zu, was in mehreren Fällen dazu führte, dass Siebe überliefen und die Probe verworfen werden musste. Schwenken oder Klopfen der Siebe konnte ein Zusetzen oft verzögern, aber die Extrakte waren anschließend so partikelreich, dass das quantitative Aussuchen extrem problematisch wurde. Entweder man übersah einen Großteil der Nematoden, oder die Extrakte mussten so weit verdünnt werden, dass die abzusuchende Fläche in keinem Verhältnis zur Anzahl gefundener Nematoden stand. Für größere Anzahlen von Proben aus dem Breitenbach war die Methode nicht geeignet.

Wurden mit Elutriation gewonnene Extrakte auf WTH-Filtern exponiert, verblieben erhebliche Anzahlen Nematoden in den Filtern, die zum Teil mittels Dichtezentrifugation anschließend extrahiert werden konnten.

Die in Abb. 12 dargestellten Effizienzen für Dekantieren und Sieben (3,3 - 7,0 Nematoden / ml Sediment) und Elutriation (3,3 - 32,1 Nematoden / ml Sediment) schließen sowohl die direkt mittels WHT extrahierten Individuen als auch die anschließend aus den Extrakten durch Elutriation oder Dichtezentrifugation gewonnenen Anteile ein. Nicht enthalten sind dagegen solche Individuen, die aus den mineralischen Rückständen mittels Dichtezentrifugation nachträglich noch gewonnen werden konnten.

Abb. 12 zeigt eine Zusammenfassung der Individuenzahlen verschiedener Methoden, die z.T. zu unterschiedlichen Zeiten auf unterschiedliche Proben angewandt wurden.

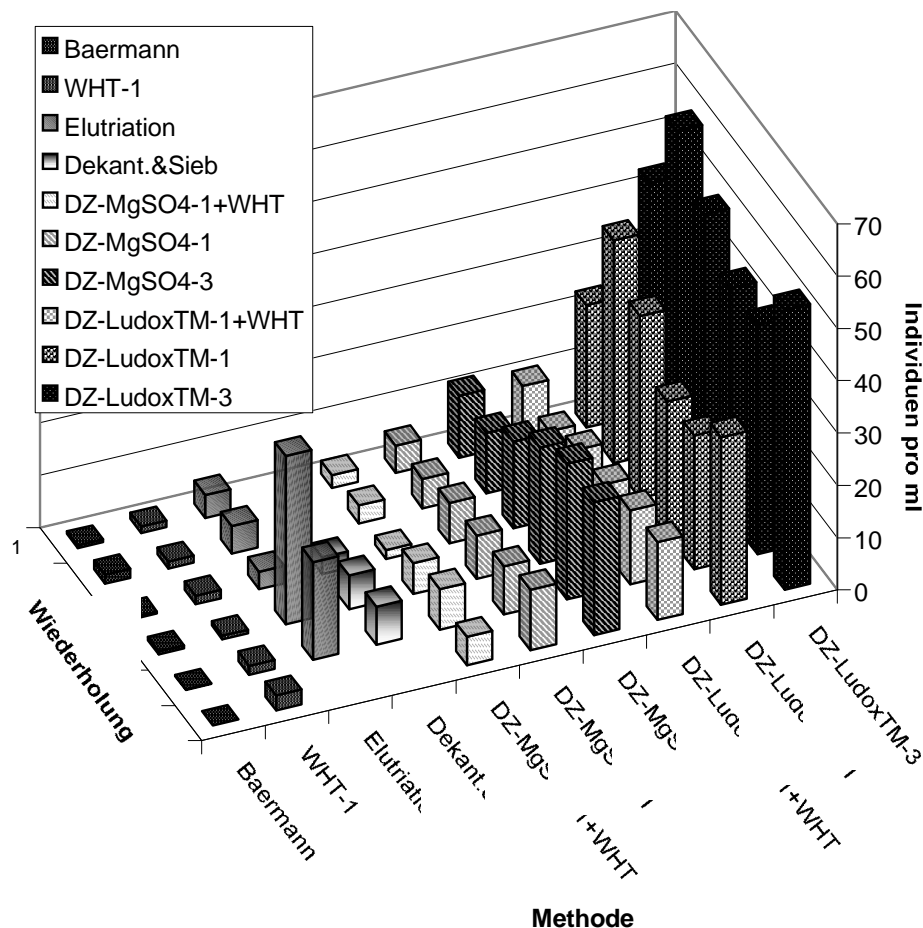


Abb. 12: Vergleich verschiedener Extraktionsverfahren einer Serie von Vorversuchen.
Nähere Erläuterung siehe Text

Ein entscheidender Faktor für die Effizienz stellte die Dichte der jeweils verwendeten Extraktionsflüssigkeit dar. Bei höherer Dichte blieben die Nematoden zwar zuverlässiger in Schwebelösung, aber auch andere Partikel des Sediments (organische Substanzen: FPOM, Detritus), die den Extrakt verdunkelten und das anschließende Heraussuchen der Nematoden erschwerten bzw. unmöglich machten. Bei niedrigerer Dichte waren die Extrakte klarer, aber die Effizienz geringer.

Die günstigste Dichte erwies sich als abhängig von der Art des verwendeten Extraktionsmediums (Zuckerlösung, Magnesiumsulfat-Lösung, oder verdünntes Ludox, ein kolloidales Silica-Gel). Die in der Literatur angegebenen Dichten erwiesen sich teilweise als nicht praktikabel und zu hoch. Außerdem zeigte sich in Vorversuchen, dass es bei wiederholter Extraktion sinnvoll ist, bei jeder Wiederholung ein Medium höherer Dichte zu verwenden. Die verwendeten Dichten sind im Methodenteil aufgelistet.

In dem Test mit recyceltem Extraktionsmedium konnten keine Nematoden mehr gefunden werden. Vermutlich wären noch enthaltene Nematoden ohnehin nach 24 h nicht mehr intakt und extrahierbar gewesen.

4.2.3.3 Kombinationsverfahren

4.2.3.4 Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen

Es wurden verschiedene Methoden geprüft, um die unterschiedlichen Extraktionseffizienzen mathematisch zu kompensieren. Die einfachste Variante wäre gewesen, die mittlere Ausbeute aller mit Ludox extrahierten Proben durch die mittlere

Tab. 7: Extraktionseffizienz: Anzahl der Nematoden in klassifizierten Parametern, auf die hin die Unterschiede zwischen Magnesiumsulfat und Ludox bzgl. der Extraktionseffizienz untersucht wurden. Größenklassen, Oberflächen-Volumen-Verhältnis sowie systematische Gruppe (n jeweils für beide Extraktionslösungen, bei der systematischen Gruppe zusätzlich für Methode Ludox + Whitehead-Hemming-tray (WHT). Erläuterung siehe Text.

Größenklasse	MgSO ₄	Ludox	O/V - Klasse	MgSO ₄	Ludox
<250	208	667	<5	4	18
250-297	231	628	5 - 10	133	253
297-353	318	1013	10 - 15	200	498
353-420	381	862	15 - 20	397	933
420-500	279	589	20 - 25	466	1050
500-595	248	591	25 - 30	394	1067
595-708	162	442	30 - 35	289	883
708-842	138	357	35 - 40	159	578
842-1000	67	162	40 - 45	74	260
1000-1189	38	120	45 - 50	16	94
>1189	67	247	>50	2	27
Σ	2137	5678	Σ	2134	5661

Systematische Gruppe	MgSO ₄	Ludox	Ludox+ WHT
Tylenchida	634	887	696
Rhabditida	60	82	76
Monhysteridae	106	405	146
Monhystera	127	503	21
Eumonhystera+Monhystrella	478	2171	176
Araeolaimida	188	278	194
Chromadorida	102	248	41
Prismatolaimidae + Bastianiidae	178	266	89
Ironus	32	128	21
Tobrilidae (+Tripyla)	103	388	13
Alaimidae	29	96	20
Mononchida	16	41	3
Dorylaimida	72	168	44
Σ	2125	5661	1540

Ausbeute der Magnesiumsulfat-extrahierten Proben zu teilen, und die Individuenzahlen letzterer mit diesem Quotienten zu multiplizieren. Es zeigte sich allerdings, dass dieser Quotient für verschiedene Gruppen unterschiedlich war. Daher wurden die Daten nach verschiedenen Parametern ausgewertet und die jeweiligen Quotienten berechnet. Diese Parameter waren Körperlänge, Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen und systematische Gruppe.

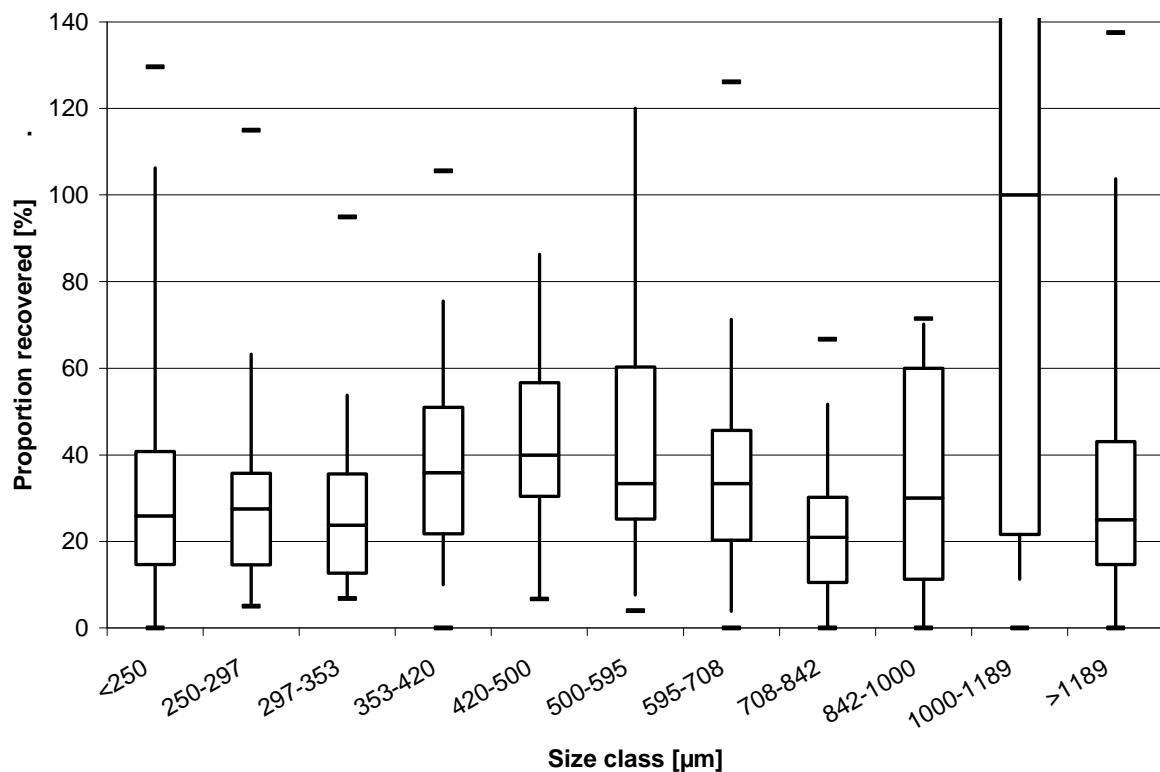


Abb. 13: Gesamtextraktionseffizienz nach Größenklassen - Vergleich Magnesiumsulfat gegen Ludox (je eine Extraktion, n = 19). Dargestellt ist die relative Extraktionseffizienz von Magnesiumsulfat im Vergleich zu Ludox (Ludox als 100% gesetzt) Median; 25- und 75-Perzentil; 5 - und 95-Perzentil; Min. u. Max.

Als Maß für das Verhältnis zwischen Nematodenoberfläche und -volumen wurde der Parameter O/V berechnet als O / Weight , wobei „Weight“ das nach der Andrassy-Formel berechnete Gewicht des Individuums in [ng] ist, siehe Material und Methoden. Die so gebildeten O/V-Werte der Nematoden der analysierten Proben lagen zwischen 7 und 73, wobei 50% des Materials Werte zwischen 18 und 33 aufwiesen. Extrembeispiele waren sehr kleine und schlanke Nematoden der Monhysteridae, während Criconematiden, adulte *Tobrilus*, *Ironus* oder Dorylaimiden, also große und/oder plumpe Nematoden, O/V-Maße unter 10 aufwiesen. Die meisten Monhysteriden hatten O/V-Werte zwischen 20 und 45, wobei z.B. adulte Weibchen von *E. dispar* kleinere O/V-Werte um 12 aufwiesen. In Abb. 14 werden die in der Vergleichsuntersuchung enthaltenen Individuen dargestellt um einen Eindruck von der Verteilung der Oberflächen-Volumen-Verhältnisse im Vergleich zur Körperlänge zu geben.

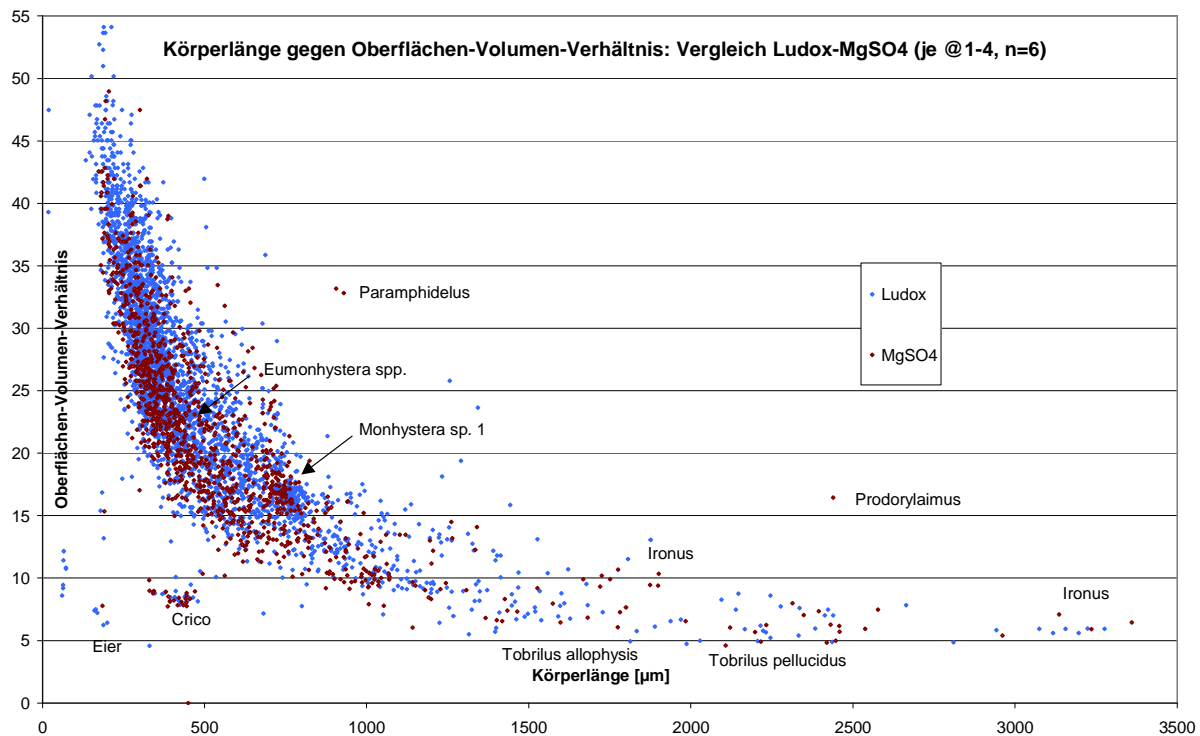


Abb. 14: Vergleich Magnesiumsulfat zu Ludox – Verhältnis zwischen Körperlänge und Oberflächen-Volumen –Verhältnis (einzelne herausragende Gruppen markiert), Abkürzungen siehe Tab. 6.

Von extrem plumpen Stadien, vorwiegend Eiern, abgesehen, bestand eine Korrelation zwischen der Extraktionseffizienz von Magnesiumsulfat relativ zu Ludox-Extraktionen (siehe Abb. 15) und dem O/V, allerdings war der Zusammenhang statistisch nicht signifikant (h-Test, $p > 0.05$).

Auf zwei weitere Details der Abb. 14 sei kurz hingewiesen: Die mit Magnesiumsulfat extrahierten Proben enthielten weniger Individuen im Bereich eines O/V über 30 (also weniger kleine schlanke Formen). Weiterhin fällt bei der Punktwolke der Art *Monhystera* 1 auf, dass die mit $MgSO_4$ extrahierten Individuen kürzer waren als die mit Ludox extrahierten. Da die hier verglichenen Proben oft split-samples waren, immer gleichzeitig an der gleichen Probenstelle genommen worden waren, muss es eine durch die Probennahme bedingte Ursache für die Unterschiede geben. Vermutlich bedingt die osmotische Wirkung der relativ kleinen $MgSO_4$ -Moleküle eine gewisse Dehydrierung der Nematodenkörper, was bei den größeren und osmotisch wenig wirksamen Ludox Molekülen nicht der Fall ist. Diese Unterschiede der Osmolarität könnten nicht nur einen Einfluss auf die gemessene Körperlänge, sondern auch auf bestimmungsrelevante Relativparameter haben. Allerdings wurde der dadurch möglicherweise entstehende Fehler als untergeordnet angesehen im Vergleich zur allgemein beobachteten Variabilität, so dass dieser Aspekt nicht weiter untersucht wurde.

Bei Abb. 14 fällt weiterhin auf, dass der Zusammenhang zwischen relativer Extraktionseffizienz und O/V nicht monoton verlief, was ungünstig ist, wenn der vermutete systematische Zusammenhang dazu verwendet werden soll, die unterschiedliche

Extraktionseffizienz mathematisch zu kompensieren. Eine familienweise Überprüfung der Extraktionseffizienz ergab, dass in mehreren Fällen verschiedene systematische Gruppen, die in den gleichen O/V-Klassen lagen, unterschiedliche Extraktionseffizienzen aufwiesen. Dabei fielen deutliche Unterschiede zwischen den (obsoleten Großgruppen) "Adenophorea" und "Secernentea" auf, die nicht mit dem O/V allein erklärt werden konnten, sondern auf Unterschiede in der Kutikula hinsichtlich der Durchlässigkeit für die Magnesiumsulfat-Lösung hinwiesen.

Daher wurde auch das Oberflächen-Volumen-Konzept aufgegeben und stattdessen die Extraktionseffizienz für verschiedene taxonomische Gruppen untersucht, und zwar einerseits im Hinblick auf die Rolle des Flotationsmediums (Ludox oder Magnesiumsulfatlösungen, Abb. 16), andererseits das einfache Ludox-Dichte-zentrifugationsverfahren verglichen mit dem Kombinationsverfahren Ludox + Whitehead-Hemming-tray (Abb. 17).

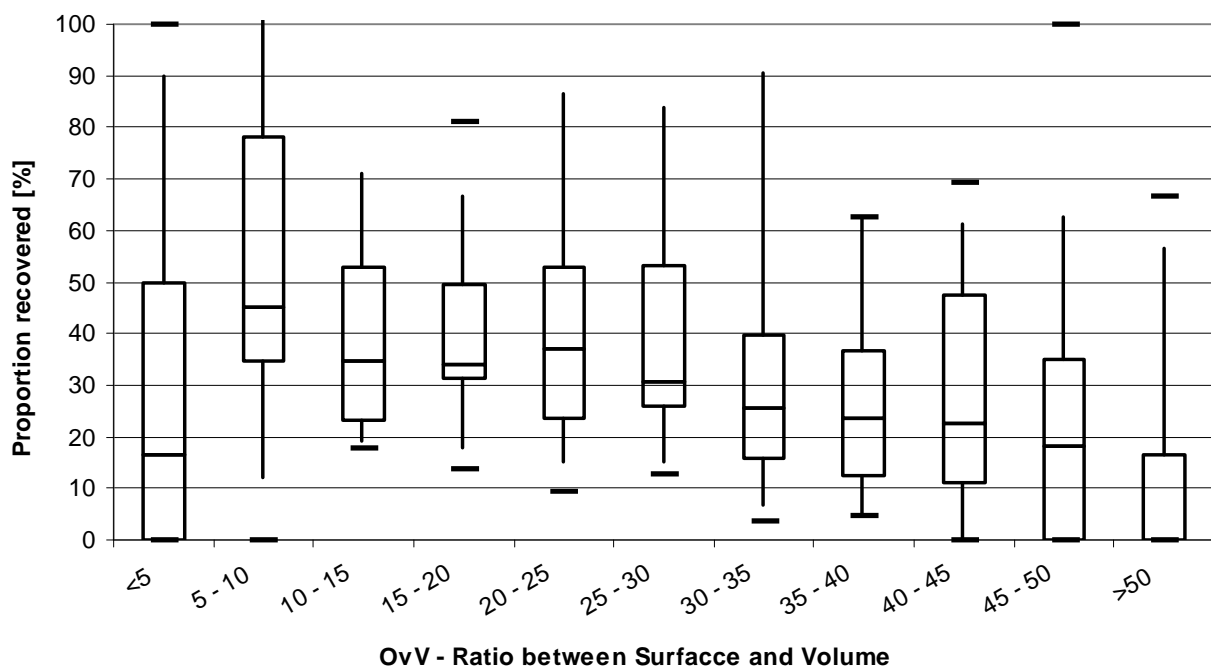


Abb. 15: Extraktionseffizienz nach Oberflächen-Volumen-Verhältnis.

Vergleich Magnesiumsulfat gegen Ludox (je eine Extraktion, n = 19) Dargestellt relative Extraktionseffizienz von Magnesiumsulfat im Vergleich zu Ludox (Ludox als 100% gesetzt) Median; 25- und 75-Perzentil; 5 - und 95-Perzentil; Min. u. Max.

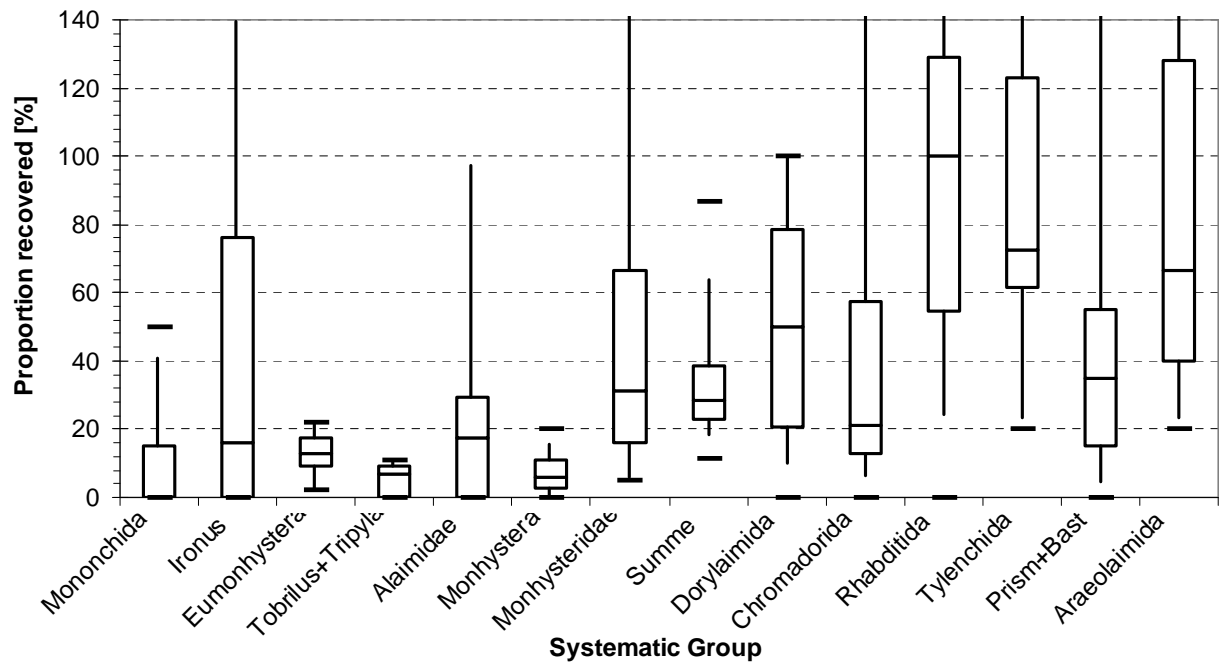


Abb. 16: Extraktionseffizienz für systematische Gruppen: Vergleich Magnesiumsulfat gegen Ludox (je eine Extraktion, n = 19) Dargestellt relative Extraktionseffizienz von Magnesiumsulfat im Vergleich zu Ludox (Ludox als 100% gesetzt) Median; 25- und 75-Perzentil; 5- und 95-Perzentil; Min. u. Max.

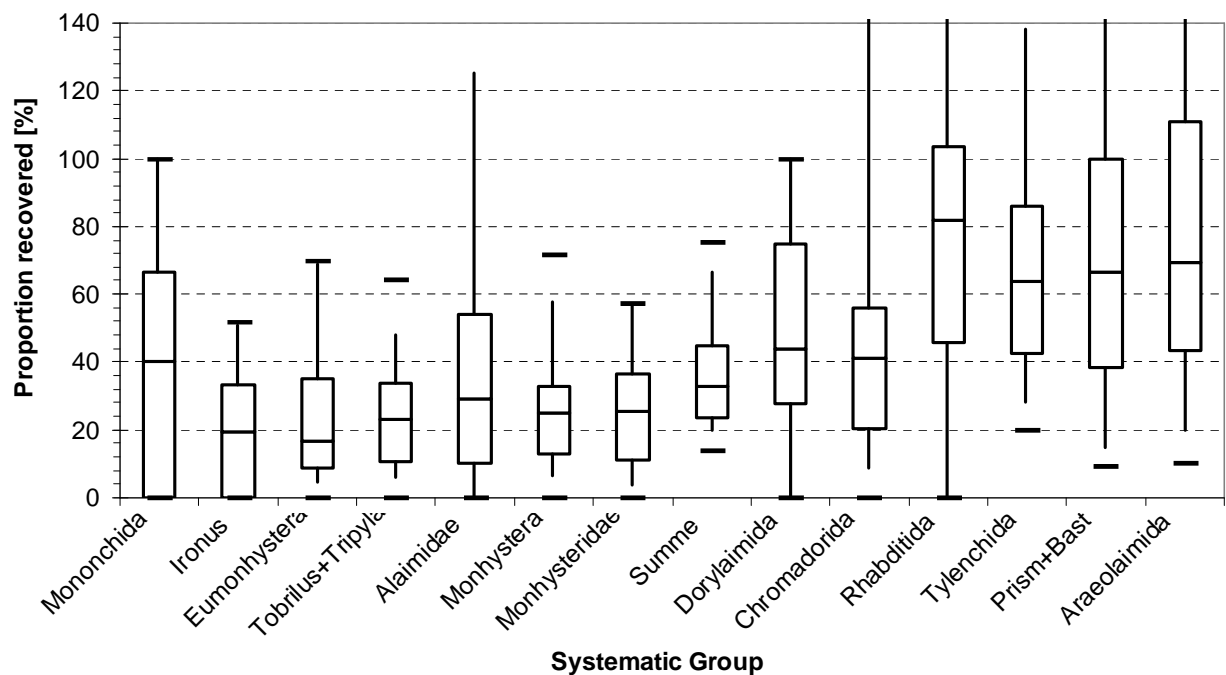


Abb. 17: Extraktionseffizienz für systematische Gruppen: Vergleich Ludox + Whitehead-Hemming-Tray gegen Ludox (je eine Extraktion, n = 15). Dargestellt rel. Extraktionseffizienz von Whitehead-Hemming im Vergleich zu Ludox (Ludox als 100% gesetzt) Median; 25- und 75-Perzentil; 5- und 95-Perzentil; Min. u. Max.

Tab. 8: Zufallszuordnung zur Faktorenberechnung und Kontrolle

Zufallszuordnung für L1 zu M1 L1 zu LWht	Zufallszuordnung für Einfach oder wiederholt	Proben extrahiert mit Methode				Date	Probenstelle	Nr. in Blatt NPAkt-ExtrnrVglProb
		Mg	L	LWht	MWht*			
	Zuordnen	181			181*			0
	Analyse	182						1
	Zuordnen	210						2
	Analyse	211						3
	Zuordnen	212						4
	Zuordnen	213						5
	Analyse	214						6
	Analyse	225				Aug 94		7
	Zuordnen	226				Aug 94		8
	Analyse	227				Aug 94		9
	Zuordnen		299			Nov 94	A	11
Analyse		293	300			Nov 94	A	12
Zuordnen	Analyse	332	333			Nov 94	A	13
Analyse	Analyse	334	335			Nov 94	D	14
Zuordnen	Zuordnen	336	337			Nov 94	D	15
Analyse	Analyse	338	341	351		Nov 94	G	16
Analyse	Zuordnen	339	342	350		Nov 94	G	17
Zuordnen	Analyse	340	343	352		Nov 94	G	18
Zuordnen		427	426	425		Feb 95	A	19
Analyse		430	429	428		Feb 95	A	20
Analyse		433	432	431		Feb 95	D	21
Zuordnen		436	435	434		Feb 95	D	22
Analyse		439	438	437		Feb 95	G	23
Zuordnen		442	441	440		Feb 95	G	24
Zuordnen		517	516	515		May 95	A	25
Analyse		520	519	518		May 95	A	26
Analyse		523	522	521		May 95	D	27
Zuordnen		526	525	524		May 95	D	28
Zuordnen		529	528	527		May 95	G	29
Analyse		532	531	530		May 95	G	30

*Weitere Proben extrahiert, aber wegen sehr geringen Extraktionserfolges nicht ausgewertet

Zur Absicherung der Methode wurde bei dem letzten Parameter die block-randomisiert ausgewählte Hälfte aller Probenpaare als Prognosedaten verwendet und die andere Hälfte als Erfolgskontrolle der mathematischen Kompensation und umgekehrt, siehe Abb. 18. Von zwei Gruppen (Monhysteridae, Ironidae) abgesehen, hatte die Auswahl der Probenpaare keinen großen Einfluss auf den Koeffizienten für den Vergleich von Ludox- und Magnesiumsulfat-isolierten Proben. Dies gilt auch für den Vergleich der Extraktionseffizienz von einfacher Ludox-Extraktion mit der des Kombinationsverfahrens Ludox+WHT (siehe Abb. 18).

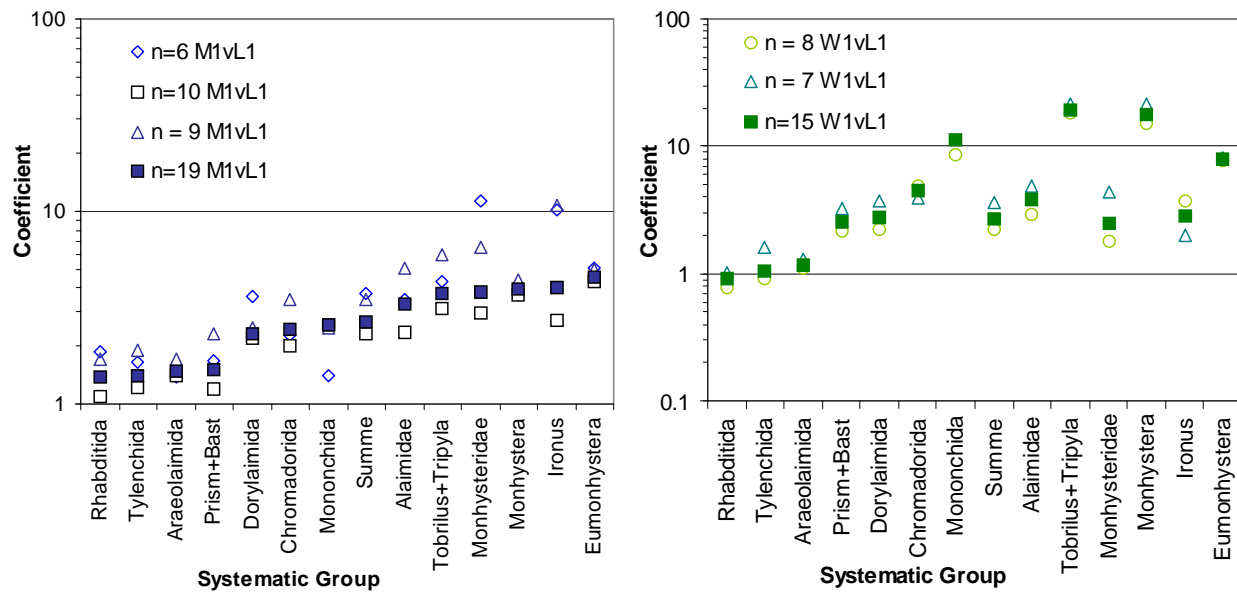


Abb. 18: Extraktions-Koeffizient (Kehrwert der Extraktionseffizienz, als möglicher Umrechnungsfaktor für jede systematische Gruppe), zur Kompensation der unterschiedlichen Extraktionseffizienz. Die einzelnen Datenreihen sind verschiedene Stichproben, die ausgefüllt dargestellte Datenreihe enthält alle jeweils verfügbaren Proben:
 Links: Einfache Magnesiumsulfat-Extraktion umgerechnet auf einfache Ludox -Extraktion;
 rechts: Ludox + Whitehead-Hemming-Tray - Extraktion umgerechnet auf einfache Ludox -Extraktion

Die randomisierte Auswahl von Proben-Teilmenen verursachte weitaus geringere Unterschiede als die Unterschiede von Probe zu Probe oder von systematischer Gruppe zu systematischer Gruppe, woraus der Schluss gezogen wurde, dass die mathematische Kompensation nach systematischen Gruppen ein geeignetes Verfahren zur standardisierten Darstellung der Ergebnisse ist. Die für die endgültige Darstellung verwendeten Koeffizienten sind in Tab. 9 aufgelistet.

Tab. 9: Extraktions-Effizienz der Haupt- Extraktionsverfahren pro taxonomische Gruppe.

Die Ziffer gibt die Extraktions-Effizienz im Vergleich zu der effektivsten Extraktionsmethode an. In der quantitativen Analyse wurde jedes Individuum mit dem Reziprokwert dieser Extraktions-Effizienz berücksichtigt.

	L1	L1*	L2	L4	L-WHT	M1	M2	M3
Tylenchida, Aphelenchida	0.758	0.455	0.944	1	0.772	0.328	0.383	0.501
Rhabditida	0.482	0.289	1	1	0.518	0.346	0.549	0.628
Monhysteridae	0.603	0.362	1	1	0.087	0.148	0.256	0.351
<i>Monhystera</i>	0.649	0.390	0.773	1	0.043	0.178	0.415	0.588
<i>Eumonhystera</i> , <i>Monhystrella</i> , <i>Theristus</i>	0.603	0.362	0.912	1	0.087	0.148	0.256	0.351
Araeolaimida (Plectidae, Chrono- gasteridae, Halaphanolaimidae, Diplopeltidae, Rhabdolaimidae)	0.683	0.409	0.930	1	0.723	0.470	0.650	0.708
Chromadorida	0.808	0.485	1	1	0.176	0.369	0.478	0.692
Enoplida (Odontolaimus, Aulolaimus, Bastianiidae, Prismatolaimidae)	0.524	0.314	0.875	1	0.241	0.369	0.413	0.596
<i>Ironus</i>	0.668	0.401	0.981	1	0.287	0.248	0.329	0.549
<i>Tobrilus</i> s.l., <i>Tripyla</i>	0.821	0.493	0.991	1	0.055	0.263	0.286	0.420
Alaimidae	0.754	0.452	0.923	1	0.258	0.236	0.369	0.554
Mononchida	0.678	0.407	1	1	0.086	0.308	0.822	0.822
Dorylaimida	0.633	0.379	0.893	1	0.222	0.308	0.480	0.617

L1*: Kein Zentrifugieren, sondern ruhen lassen für ca. 60 min., anschließend Dekantieren über Sieb

Auch der Anteil der in der ersten Zentrifugation extrahierten Individuen im Verhältnis zu bei wiederholten Extraktionen extrahierbaren Individuen variierte von Gruppe zu Gruppe. Da nur bei einem kleinen Teil der Proben die Extrakte der Wiederholungen auch ausgewertet wurden, musste die Zahl der Wiederholungen ebenfalls kompensiert werden. Die geschah ebenfalls nach systematischen Gruppen unter Verwendung der in Tab. 9 aufgelisteten Koeffizienten.

Weiterhin ging das Volumen der Probe in die Auswertung ein: Die endgültigen Anzahlen wurden als Individuen pro 10 cm³ Sediment angegeben, viele Proben hatten jedoch ein Volumen von 15 - 20 cm³ Sediment.

4.2.3.5 Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten (MgSO₄-Lösung und Ludox-Suspension)

Zur Methode und Begriffen siehe auch Sektion C, Abschnitt, 4.1.5.1, S. 151.

Design A): Die Ergebnisse der reversen Analyse, bei die Bildung der latente Variable auf den erklärenden Parameter "Extraktionsmedium" beschränkt wurde, bestätigten die Hypothese, wonach ein größerer Teil der Gesamtvarianz durch diesen Parameter erklärt werden kann. In Tab. 10 werden die durch die jeweiligen Parameter erklärbaren Anteile der Varianz dargestellt.

Tab. 10: Redundanzanalyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionslösungen und ihrer Kompensierbarkeit. Design A: Extraktionslösung als erklärende Variable, Design B Probenstelle als erklärende Variable (n = 18). Zur Methode und verwendeten Begriffen siehe Sektion C, Abschnitt, 6.1.5.1, S. 158 ff.

Anteil der Gesamtvarianz erklärt durch			
Design A	Extraktionsmedium (constriction)		Ort+Zeit (Kovariable)
kompensiert	17.3%	P = 0.652	45.0%
Anzahl Roh	25.5%	P = 0.326	44.5%
Design B	Probenstelle (constriction)		Zeit (Kovariable)
kompensiert	32.1%	P = 0.0020	12.9%
Anzahl Roh	30.0%	P = 0.0160	14.5%

Der erklärbaren Anteile der Varianz war größer (25.5%) der Gesamtvarianz, wenn die Abundanzen so wie gezählt in die Analyse eingingen, geringer (17.3%), wenn die Abundanzen normalisiert wurden.

Der durch Ort und Zeit erklärbarer Anteil der Gesamtvarianz war in beiden Fällen bei etwa 45%, und der durch die erste Achse erfasste Anteil der Varianz war in beiden Fällen nicht signifikant. (Permutationstest, split-plot design)

Design B): Bei der Analyse der gleichen Daten in der normalen Fragestellung, also der Probenstelle ("Ort") als erklärende Variable, der Zeit als Kovariable, während die Effekte der Extraktionsmethode hier in der Residualvarianz aufgehen, ergab auch im Fall nicht normalisierter Abundanzdaten noch einen signifikanten Zusammenhang zwischen Probenstelle und Abundanzdaten, im Fall der normalisierten Daten allerdings einen hochsignifikanten, was indiziert, dass die Normalisierung der Abundanzdaten die Qualität der Analysen in der Tat verbesserte. Der auf die Probenstelle zurückzuführende Anteil der Varianz war jedoch nur etwas größer im Fall normalisierter Abundanzen (32.1%) als bei unkompenzierten Abundanzdaten (30.0%), bei dem durch die Covariable Zeit erklärbarer Anteil verhielt es sich umgekehrt (Tab. 10).

Die Ergebnisse zeigen, dass die Wahl des Extraktionsmediums einen deutlichen Einfluss auf die extrahierten Abundanzen und damit die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft der Proben hat. Dass die Unterschiede erheblich sind, ließt sich auch einfach an den absoluten Anzahlen sowie an der Zahl extrahierter taxonomischer Einheiten belegen, die beide bei den Ludox-extrahierten Teilproben durchweg höher waren als bei den Magnesiumsulfat-extrahierten Proben (Tab. 7).

Der Ansatz des Design A, bei der die Extraktionsmethode als erklärende Variable definiert wurde, quantifiziert über die "species-weights"³ auch, bei welchen taxonomischen

³ Der englische, von CANOCO vergebene Begriff "species weight" sei hier, obwohl prinzipiell übersetzbar, als terminus technicus unübersetzt verwendet, da der Begriff einen hohen Wiedererkennungswert hat.

Kategorien die Unterschiede in der Extraktionseffizienz besonders gravierend waren, und zwar einmal vor der Normalisierung (gezählt wie extrahiert) und nach Normalisierung der Abundanzdaten. Mit nicht kompensierten Abundanzdaten lagen die 10 höchsten species weights zwischen 0,55 und 0,73; 9 von diesen 10 Taxa (also denen mit den stärksten Extraktionsunterschieden zwischen Extraktionsflüssigkeiten) waren Monhysteriden-Arten, *Epitobrilus allophysis* war in dieser Reihe an Stelle 4. Arten mit negativem species-weight reagieren anders als die Mehrheit der Arten, in diesem Fall wurden sie also ebenso gut mit Magnesiumsulfatlösung wie mit Ludox extrahiert. Die 12 Arten mit den niedrigsten species-weights waren allesamt Tylenchina und einige Rhabditina; die Criconematidae hatten den niedrigsten Wert (-0,23). An 13. Stelle folgte *Plectus aquatilis*. Generell bestätigte die multivariate Analyse die zuvor auf Taxaebene gemachten Beobachtungen.

Mit kompensierten Abundanzdaten waren immer noch systematische Unterschiede zwischen den verschiedenen Extraktionslösungen zu beobachten. Die Arten mit dem höchsten species weight waren diejenigen, bei denen trotz mathematischer Kompensation noch deutliche Unterschiede zwischen den Extraktionsflüssigkeiten vorhanden waren. Arten mit hohem species weight waren wiederum einige Eumonhystera Arten wie *Eumonhystera filiformis*, *Eumonhystera* sp. 7, und *Eumonhystera breitenbachi* n. sp., aber auch *Rhabdolaimus terrestris*, *Achromadora micoletzky* und *Pungentus* sp. zu beobachten. Das negativste species weight (-0,316) wurde trotz Kompensation wiederum für die Criconematidae berechnet, weitere negative species weights wiederum für einige Tylenchina.

Bei dem Design B geben die "species weights" nur darüber Auskunft, bei welchen Arten die Verteilung im Bachlängslauf besonders ungleichmäßig war. Die höchsten species weights (maximal 0,567 bei kompensierten Abundanzdaten) wurden hier bei den Taxa *Monhystera* sp. 03, den Criconematidae, *Monhystera* sp. 04 oder *Monhystrella* sp. 02 beobachtet, alles Taxa, die bevorzugt im Unterlauf auftraten. Dies war sowohl im Fall roher Abundanzen als auch im Fall kompensierter der Fall. Am anderen Ende der Skala waren Taxa wie *Ironus*, *Prismatolaimus*, *Helicotylenchus*, *Alaimus* und *Lelenchus* sowie nicht weiter bestimmte *Tylenchidae*, für die negative species weights (bis hinunter zu -0,78 bei kompensierten Abundanzen) berechnet wurden und die allesamt ganz überwiegend auf den Ober- und teilweise Mittellauf beschränkt waren. Die Ergebnisse decken sich weitgehend mit denen der klassischen Auswertung, weswegen hier nicht weiter auf Details eingegangen werden soll.

4.2.4 Besiedlungsdichten

Insgesamt waren 30660 Individuen in den 105 quantitativ ausgewerteten Proben enthalten⁴. Unter Berücksichtigung der Probenvolumina und sowie der verschiedenen Extraktionsverfahren und deren Effizienz müssen sich etwa 54000 Individuen in 105 Proben

⁴ Präpariert wurden nur 28358, da bei vier Proben mit sehr hohen Abundanzen nur die Hälfte oder ein Viertel aller Individuen präpariert und bestimmt wurden.

von je 10 ml Volumen befunden haben, was 51 Individuen pro ml Sediment entspricht. In allen weiterführenden quantitativen Auswertungen wurden die normalisierten Besiedlungsdichten verwendet. Die niedrigsten Individuenzahl wurden in einigen weitgehend anoxischen Proben des Unterlaufes ermittelt mit 27 Individuen pro 10 ml Sediment. Die höchsten Abundanzen traten im Ober- und Mittellauf im Sommer 1994 auf, wo mit einer noch suboptimalen Extraktionsmethode bis zu 2388 Individuen in einer Probe gefunden wurden, , woraus unter Berücksichtigung verschiedener Extraktionseffizienzen extrapoliert wurde, dass bei Verwendung der optimalen Extraktionsmethode etwa 8000 Individuen dieser 10 ml-Probe hätten entzogen werden können, ca. 800 Individuen pro ml Sediment. Weitere Details in Sektion C.

4.2.5 Hälterungs-Versuche

Bakterienstämme, die gut gewachsen sind: AF 39, SA 42; SA 30; QA 13 und QA 53. Bei BA 54 & BA 5 waren die Platten nach 2 Tagen noch fast unbewachsen.

Es gelang in der Regel nicht, Nematoden auf einzeln isolierten Bakterienstämmen über einen längeren Zeitraum am Leben zu erhalten. Monhysteriden überlebten weniger als 5 Tage, *Plectus*- und *Panagrolaimus* –Individuen konnten sich zwischen 10 und 14 Tagen halten. Lediglich in den Rohproben, die nicht näher analysierte Mikroorganismengemeinschaften enthielten, überlebten Nematoden über mehrere Wochen, allerdings enthielten diese Kulturen mehrere Nematodenarten und waren daher für ihren eigentlichen Zweck ungeeignet, der Ermittlung von Generationszahlen und der Bereitstellung homogenen Tiermaterials einer einzigen Art.

Die Rohprobe 1 (R1) wurde am 6.4.92 bei D gezogen und bestand aus abgestorbenem Pflanzenmaterial, vorwiegend *Sparganium erectum*.

In allen Schalen mit Gem-Ex – Agar (Abkürzungen vgl. 4.1.6, S. 41) entwickelten sich *Monhystera*, *Plectus* und einzelne *Panagrolaimus*-Individuen. Nach 4 Wochen waren alle Populationen erloschen.

Nach gut einem Jahr (389 d) wurden zwei Proben mit destilliertem Wasser wiederbefeuchtet. Die Proben waren im Verlauf von mehreren Monaten bei geschlossenem Deckel allmählich ausgetrocknet und standen anschließend noch etwa ein halbes Jahr lufttrocken bei Raumtemperatur in einem Regal. Nach Wiederbefeuchtung entwickelten sich innerhalb von 10 Tagen vitale *Panagrolaimus*-Populationen.

Die Ergebnisse erfolgreicher Einzelversuche sind in Tab. Tab. 11 zusammengefasst. Verwendeten Abkürzungen: ZiT = Zimmertemperatur, R1-R3 Rohproben 1-3, d = Tage, m = Monate, w = Wochen, immt = immatur, f = Weibchen, gr = groß, o. = ohne, deg. = degeneriert, Subepidermaldr = auffällige Subepidermaldrüsen, Merkmal der *Plectus parietinus*-Gruppe. Weitere Abkürzungen siehe auch S. 41

Die nicht ausgeschriebenen Gattungsnamen bedeuten:

Alaim	Alaimidae	Eum	<i>Eumonhystera</i>	Hel	<i>Helicotylenchus</i>
Moh	<i>Monhystera</i>	Panag	<i>Panagrolaimus</i>	Plect	<i>Plectus</i>
deg.	degeneriert	immt	immatur	repr.	in reproduktiver Phase

Tab. 11: Zusammenfassung über teilweise erfolgreiche Hälterungs-Versuche

Agar	Bakterienstamm	Temp.	aus Probe	Gattung	Wiederfund nach	Bemerkungen
Gem-Ex	Rohprobe	Zi-t.	R1	<i>Panag, Moh, Eum, Plect, Alaim</i>	nach 4 w	aktiv
Co-Wi	Rohprobe	Zi-t.	R2	<i>Eum, Hel, Plect</i>	nach 4 w	aktiv
Gem-Ex	Rohprobe	Zi-t.	R3	<i>Eum, Plect, Alaim</i>	nach 3 w	aktiv
Co-Wi	Af 39 (F)	Zi-t.	R1	<i>Panagrolaimus</i>	10 d *	f immt,
Co-wi	A (F)	Zi-t.	R1	<i>Panagrolaimus</i>	atr, 5 d *	f Ovar gr, o. Eier,
Co-Wi	Misch	Zi-t.	R1	<i>Panagrolaimus</i>	atr, 6 d *	f immt, Ovar deg.
Co-Wi	B (F)	Zi-t.	R1	<i>Panagrolaimus</i>	-	f immt, Ovar deg.
Co-Wi	SAf	Zi-t.	R2	<i>Plectus</i>	7 d	
Gem-Ex	Bachmisch	Zi-t.	R2	<i>Plectus parietinus</i>	15 m	Subepidermaldr, repr
Co-Wi	Af 39 (F)	Zi-t.	R2	<i>Plectus</i>	10 d	
Co-Wi	Af 39 (F)	Zi-t.	R2	<i>Plectus</i>	5 d	
Co-Wi	Af 39 (F)	Zi-t.	R2	<i>Plectus</i>	10 d	
Co-Wi	Af 39 (F)	Zi-t.	R2	<i>Plectus</i>	10 d	
Gem-Ex	Rohprobe	Zi-t.	R1	<i>Eumonhystera</i>	Bis zu 21 d	in Rohprobe ok, sonst nicht überlebend
Gem-Ex	Bachmisch	Zi-t.	R1	<i>Eumonhystera</i>	-	
Gem-Ex	Bachmisch	Zi-t.	R1	<i>Eumonhystera</i>	-	
Gem-Ex	Bachmisch	Zi-t.	R1	<i>Eumonhystera</i>	-	
Gem-Ex	Bachmisch	Zi-t.	R1	<i>Eumonhystera</i>	-	

* ausgetrocknete und wiederbefeuchtete Proben

Zwei der ehemals ausgetrockneten und am 1.7.93 wiederbefeuchteten Gem-Ex-Schalen waren am 9.10.95 noch feucht (zufällig luftdicht abgeschlossen). In einer waren nur Bakterien und kokkale Grünalgen, in einer anderen hatten außerdem Pilze (?), farblose, bräunliche, makroskopisch erkennbare Fäden an Petrischalenwand und Deckel), hypotriche Ciliaten, bdelloide Rotatorien und Nematoden der Gattung *Panagrolaimus* überlebt (Beobachtung 9.10.95; Entnahme eines Teiles der Tiere am 22.11.95, Zufuhr von Leitungswasser und von drei Haferflocken und einem Sonnenblumenkern als Nährsubstrat, dann Wiederverschluss der Originalschale (Glycerinring)). Ich fand es sehr erstaunlich, dass in sich in diesen Standard-Petrischalen über 2 Jahre etwas wie eine stabile Lebensgemeinschaft ausgebildet hatte. Das Öffnen und Zugeben von Nährstoffen brachte im übrigen das System zum Kollaps: 4 Wochen später war die Nematodenpopulation erloschen.

Wiederbefeuchtung ausgetrockneter *Panagrolaimus* (?) - Kulturen am 9.10 führten zu keinem Erfolg mehr (Kontrolle 22.11.95).

4.3 Diskussion

4.3.1 Allgemeine Verfahren und Probencharakterisierung

4.3.1.1 *Witterung und Hochwässer*

Die Hochwässer am Jahreswechsel 1994/95 waren keine Singularität. Auch in März 1994 hatten starke Hochwässer die Bachsohle merklich umgeformt, so dass im Abschnitt "D" viel Feinkies und nur sehr begrenzt sandiges Substrat vorlag. Nur vier Wochen später überwog allerdings wieder sandiges Substrat. Die benthischen Lebensgemeinschaften des Breitenbaches müssen an derartige Störungen angepasst sein. Winterhochwässer sind typisch für den Breitenbach (Wagner et al. 1993, Marxsen et al. 1997, Wagner & Schmidt 2004) können allerdings auch in manchen Jahren ganz ausfallen, z.B. 1993, vgl. auch Marxsen et al. 1997. In den letzten Jahren bestand ein Trend zu geringerer und unregelmäßigerer Wasserführung des Breitenbaches.

4.3.1.2 *Entnahmemethodik*

Der verwendete Kolben - Plexiglas-Stechzylinder löste eine Reihe von Schwierigkeiten bei der Probennahme. Probennahmen mit einfachen Stechzylindern ohne Kolben hatten insbesondere im Unterlauf (Bereich der Falle G) häufig den Effekt, dass man den Stechzylinder zwar 12 cm tief in das Sediment eingedreht hatte, der daraus resultierende Sedimentkern aber nur 7 cm hoch war. Solche Sedimentkerne sind deswegen ungünstig, da nicht abzuschätzen ist, ob das Sediment während der Probennahme nach unten auswich und tatsächlich nur die obersten 7 cm weitgehend unverändert im Stechzylinder enthalten waren sind, oder ob der enthaltene Sedimentkern einer Schicht von 12 cm Länge entspricht, die während der Probennahme unter Verlust von Porenwasser auf 7 cm komprimiert wurde. Im letztgenannten Falle wäre darüber hinaus unklar, ob während der Komprimierung Nematoden zusammen mit dem verdrängten Porenwasser ausgetragen werden. Schließlich wäre die Zuordnung zu definierten Schichten und Volumina nicht möglich, was einen erheblichen Fehler bei der Berechnung von volumenbezogenen Besiedlungsdichten bedeutet hätte.

Das Verfahren ist weniger geeignet für kiesige Sedimente, da hier der Sedimentkern leicht herausfällt. Um solche Proben zu nehmen, wurde nach einem mehr oder weniger gewaltsamen Einführen des Stechzylinders neben demselben Kies entfernt und seitlich ein Esslöffel unter den Zylinder geschoben, mit dessen Hilfe das Unterende des Zylinders beim Herausheben zugehalten werden konnte. Weitere Details zu alternativen Entnahmemethoden bei kiesigen Substraten in Overhoff 1994a und Southey 1986.

4.3.2 Abiotische Parameter

4.3.2.1 Allgemeine Diskussion

Eine höhere zeitliche Auflösung im Ober- und Unterlauf hätte die Analyse vereinfacht. Auch die geringe Zahl ausgewerteter Parallelen bedingt erhebliche Unsicherheiten. Dennoch waren komplexe Auswirkungen der Jahreszeiten und Wasserschüttung auf die untersuchten Sedimentparameter zu verfolgen. Ein direkter Zusammenhang zwischen Wasserschüttung und Besiedlungsdichte war nicht zu erwarten, da davon ausgegangen wurde, dass die Lebensgemeinschaft mit Verzögerungen auf veränderte Sedimentqualität reagieren, die ihrerseits nicht monokausal mit der Wasserschüttung in Beziehung stehen.

Die Komplexität dieser Zusammenhänge macht sehr unwahrscheinlich, dass einfache Beziehungen zwischen Sedimenteigenschaften und Nematodenbesiedlung bestehen. Direkte Korrelationen wären nur dann zu erwarten, wenn deutliche direkte ursächliche Zusammenhänge bestehen sollten. Dennoch wurden gewisse Regelmäßigkeiten festgestellt, siehe in der 4. Sektion Ökologie.

Eine durch Beobachtungen erhärtete Hypothese Traunspurgers (pers. Mittlg.), nach der ein negativer Zusammenhang zwischen dem Anteil feiner Schluffpartikel $< 5 \mu\text{m}$ und der Abundanz bakterienfressender Nematoden bestehen sollte, wurde durch einige multivariate Analysen gestützt, konnte anhand der vorliegenden Daten jedoch nicht sicher bestätigt werden.

4.3.2.2 Korngrößen - Vereinigung der Datensätze verschiedener Methoden

Siebfraktionierung durch Trockensiebung ist ein gängiges Verfahren zur Analyse sandiger Sedimente (z.B. Packroff 1994, Neumann 1995, Duft 2003). Aus methodischen Gründen ist die Fraktion mit weniger als 150 - 200 μm Korngröße mit dieser Methode nicht weiter zu differenzieren (Bildung von Aggregaten). Da es einen Hinweis gab (Traunspurger, pers. Mittlg.), dass es möglicherweise gerade diese feinen Fraktionen sind, die über die Besiedelbarkeit eines Substrates für aquatische Nematoden entscheiden, wurden Sedimentproben mit einem Laserpartikelzähler analysiert. Dies ist kein neuer Ansatz für meiobenthische Fragestellungen, siehe z.B. Duft 2001. Mir ist allerdings keine Arbeit bekannt, bei denen mit verschiedenen Methoden gewonnene Datensätze rechnerisch verschmolzen wurden. Das hier verwendete Verfahren birgt Fehlerquellen, da es von vergleichbarer spezifischer Dichte aller Fraktionen ausgeht und die Volumenanteile der Partikelzählung dem Gewicht der Siebfraktionierung gleichsetzte. Außerdem war eine Messlücke zwischen beiden Methoden zu schließen. Das angewendete Verfahren überbrückte die Messlücke und Artefakte bei der größten Laserzählungsfraction mittels Extrapolation. Alle so gewonnenen Summenkurven wurden graphisch dargestellt und ihre visuelle Prüfung bestätigte, dass die endgültige Version des kombinierten Datensatzes ein in sich stimmiges Bild der Korngrößenverteilung der Breitenbachsedimente darstellt (vg. Abb. 3). Damit

standen für alle Proben numerische Werten zur Verfügung, die mit der Nematoden-Lebensgemeinschaft in Beziehung gesetzt werden konnte.

4.3.3 Extraktionsverfahren

Zu Beginn der Studie war wenig bekannt über die Extraktion von Meiobenthos aus Sedimenten. Die beschriebenen Methoden zur Isolierung von Nematoden wurden meist für Bodenproben entwickelt (z.B. Southey 1986). Sie dienten als Startpunkt für eigene Methodenentwicklungen. In der folgenden Phase des Projektes, die deutlich länger dauerte als veranschlagt, wurden verschiedene Modifikationsmöglichkeiten mit Kollegen diskutiert und angewendet (Sturhan, Bongers, Traunspurger, Overhoff, pers. Mittlg.). Der entscheidende Hinweis zur Verwendung von Ludox stammte von Hodda, pers. Mittlg. Dieses Verfahren war für die Untersuchung mariner Sedimente entwickelt worden, zunächst mit den auch von mir getesteten Flotationsmedien wie Magnesiumsulfat- oder Zuckerlösung, z.B. Holme & McIntyre 1984, der Silica-Gel noch nicht nannte. Allerdings war Ludox bereits von De Jonge & Bouwman 1977 und Nichols 1979 als geeignetes Extraktionsmedium beschrieben worden und ist seitdem mannigfaltig modifiziert worden (z.B. Pfannkuche & Thiel 1988, Burgess 2001) und kann als ein Standardverfahren der marinen Sedimentökologie angesehen werden. Bei Durchführung der praktischen Arbeiten 1992 – 1995 war die Methode in limnischen Untersuchungen dagegen noch nicht verbreitet (z.B. Traunspurger et al. 1997, wo die quantitative Extraktion auch juveniler Nematoden aus methodischen Gründen gar nicht erwogen wurde). Mittlerweile werden Flotations-Zentrifugationsverfahren auch in limnischen Untersuchungen erfolgreich zur Extraktion von Nematoden herangezogen (z.B. Michiels & Traunspurger 2005a, Witthöft-Mühlmann et al. 2007).

4.3.3.1 Diskussion Baermanntrichter

Das Baermann-Verfahren ist für Nematoden aus Erdproben entwickelt worden. Bodennematoden leben in einem dünnen, die Bodenpartikel umgebenden Wasserfilm, in dem sie sich als Stemm-Schlängler behende bewegen können. Es muss jedoch davon ausgegangen werden, dass Bodennematoden sich im freien Wasser weniger effektiv bewegen können als aquatische Arten. Aquatische Gruppen verfügen außerdem häufig über Schwanzdrüsen, die Sekrete zum Anheften absondern können.

Diese Unterschiede können zu der geringen Extraktionseffizienz beigetragen haben: Entweder die Tiere hatten keinen Anlass, die wassergesättigte Sedimentprobe überhaupt zu verlassen, oder sie konnten sich im Wasserkörper unter der Probe und an den Trichterwänden so bewegen, dass sie in die Probe wieder eindringen konnten. Letzteres wurde in einem Freilandexperiment (Peters et al. 2005, 2007) indirekt dadurch nachgewiesen, dass nematodenfreies Sediment in Körben ohne direkten Kontakt zu natürlichem Sediment exponiert und die Besiedlung verfolgt wurde. Nach nur zwei Wochen entsprach die Diversität der des natürlichen Sedimentes. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass aquatische Nematoden die eine Sedimentprobe verlassen haben, teilweise in der Lage sein sollten, in das

Sediment wieder zurückzukehren, was terrestrischen Nematoden zumindest nur in geringerem Maße möglich sein dürfte.

4.3.3.2 Whitehead-Hemming-Tray (W-H-Tray, WHT)

Wie erwartet, erbrachten Vorversuche mit unbehandelten Sedimentproben ähnlich schlechte Ausbeuten wie beim Baermann-Verfahren. Wurden dagegen nicht komplette Sedimentproben, sondern mit der Flotationsmethode vorbehandelte Fraktionen extrahiert, waren die gewonnenen Individuenzahlen höher. Die wahrscheinliche Ursache ist, dass ein Siebrückstand ein sehr viel weniger attraktives Substrat als eine intakte Sedimentprobe darstellt und daher die Wahrscheinlichkeit höher sein wird, dass Nematoden das Substrat verlassen. Andererseits könnten Nematoden in den vorextrahierten Siebrückständen durch die vorangegangene Prozedur geschädigt und ihre Mobilität beeinträchtigt gewesen sein. Allerdings war immerhin ein Drittel der mit dem Flotationsverfahren gewonnen Individuen in der Lage, anschließend im W-H-Tray die Siebrückstände zu verlassen. Daraus folgt, dass die mögliche Vorschädigung durch das Flotationsverfahren einen geringeren Effekt auf die Extraktionseffizienz hatte als die grundsätzlichen Probleme der Baermann-Methode in Verbindung mit aquatischen Sedimenten.

Die W-H-Tray Methode wurde als abschließender Reinigungsschritt für das Standardverfahren erwogen, da die extrahierten Nematoden dann praktisch in klarem Wasser vorliegen, während sie bei allen Elutriations- oder Flotationsmethoden nicht von organischen Bestandteilen geringer spezifischer Dichte getrennt werden können, was das Heraussuchen und Präparieren sehr erschwert.

Letztlich wurde es nicht als Standardverfahren gewählt, da verschiedene taxonomische Gruppen verschieden gut extrahiert wurden und die mittlere Extraktionseffizienz nur 30% einer einmaligen Flotationsextraktion mit Ludox entsprach, siehe unten.

4.3.3.3 Diskussion Elutriationsverfahren

Von verschiedenen Autoren wurden limnische Nematoden mit Varianten des Elutriationsverfahrens (z.B. nach Uhlig 1964, Uhlig et al. 1973) gewonnen, vgl. auch Traunspurger 1991a, 1996a, 1996b; auch aus Fließgewässersedimenten (Beier & Traunspurger 2003a, 2003b, 2003c) mit zufriedenstellenden Ergebnissen verwendet. Bergtold & Traunspurger 2004 setzten ein Elutriationsverfahren und ein Flotations-Zentrifugationsverfahren mit Ludox vergleichend ein. Mit den Brunnsee-Sedimenten erzielten sie mit beiden Verfahren vergleichbare Resultate, erwähnten allerdings auch, dass das Elutriationsverfahren zeitaufwendiger sei als die Flotations-Zentrifugation, (Bergtold & Traunspurger 2004); der letztgenannte Aspekt deckt sich mit eigenen Erfahrungen.

4.3.3.4 Diskussion Flotations-Zentrifugation

Für die sandig-kiesige Sedimente des Breitenbachs war das Verfahren (vgl. Pfannkuche & Thiel 1988) mit Ludox als Extraktionsmedium das geeignetste. In den letzten Jahren wurde es zur Extraktion von Nematoden aus limnischen Sedimenten in Kombination mit Ludox wiederholt eingesetzt (z.B. an Seensedimenten durch Bergtold & Traunspurger 2004, Michiels & Traunspurger 2004, Michiels & Traunspurger 2005a), jedoch noch kaum an Bach- oder Fluss-Sedimenten (Christl 1995 (Vorversuche zu dieser Arbeit), vgl. Traunspurger 2000, Hodda & Eyualet-Abebe 2006). Die Wahl des Extraktionsmediums ist essentiell, jedoch können auch andere Parameter Einfluss auf die Effizienz haben. Mögliche Ursachen für Verluste bei der Extraktion werden im folgenden aufgelistet:

- Verluste beim Mischen (mechanische Zerstörung)
- Verluste an den Wandungen (Anheftung)
- Verluste im Pellet, verursacht
 - a durch Absinken der Tiere, nachdem Extraktionsmedium eingedrungen oder der Körper kollabiert ist
 - b) durch sedimentierende Partikel, welche die Nematoden mitreißen
- Verluste auf den Sieben (Adhäsion) (beeinflussbar durch sorgfältiges Spülen)
- Verluste durch die Siebe (2 x 20µm) (Prüfung durch noch feinere Siebe)
- Exemplare, die beim Aussortieren übersehen werden (abhängig vom Detritusgehalt des Extrakts und von der Körpergröße)

Die Wahl des Flotationsmediums beeinflusste die Ausbeute in unerwarteter Masse.

Später bestätigten Fachkollegen im Bezug auf die Verwendung von Magnesiumsulfatlösung, dass auch sie auffällig schlechte Extraktionsraten bei bestimmten systematischen Gruppen beobachtet hätten. An erster Stelle wurden immer die Mononchida genannt (Hodda, Overhoff, Sievert: pers. Mittlg.). Overhoff versuchte, dem Problem schlechter Extraktionseffizienz mit spezifischen Dichten von bis zu 1,27 beizukommen, was aber bei Breitenbachsedimenten den Detritusanteil in den Extrakten so erhöhte, dass sie nicht mehr quantitativ ausgewertet werden konnte, da man die Nematoden zwischen den Detritusflocken nicht mehr fand. Mononchiden scheinen besonders empfindlich auf osmotischen Stress zu reagieren, und man beobachtet nach Extraktion mit Magnesiumsulfat oft kollabierte Individuen, anscheinend als Folge eines unkontrollierten Verlustes von Körperflüssigkeit. Derartig kollabierte Individuen traten auch bei Monhysteriden, großen Enopliden wie *Tobrilus* oder *Tripyla* sowie seltener bei Dorylaimiden auf, jedoch nie bei Tylenchiden. Bei dem höhermolekularen kolloidalen Silica-Gel Ludox bestand dieses Problem nicht oder zumindest in einem weit geringeren Maß.

Die beobachteten Fängigkeitsunterschiede werden auf Eigenschaften der Kutikula bei verschiedenen systematischen Gruppen zurückgeführt. Unterschiede im Aufbau der Kutikula

werden in der Literatur regelmäßig erwähnt, (z.B. Lorenzen 1981, 1994, Eyualem-Abebe et al. 2006a), mir ist jedoch keine Arbeit bekannt, die chemische oder strukturelle Unterschiede der Kutikula verschiedener Gruppen benennen und mit Resilienz gegenüber osmotischem Stress in Zusammenhang bringen würde. Bei eigenen Färbeversuchen mit verschiedenen histologischen Farbstoffen wie Bengalrosa, Malachitgrün oder Bromphenolblau war aufgefallen, dass Enoplida, Alaimida und Dorylaimida, aber auch Monhysterida die Farbe gut annahmen, während andere Gruppen, so die meisten Tylenchina des Breitenbachs völlig ungefärbt blieben. Auch Plectidae nahmen Farbstoffe schlecht an, was ebenfalls auf eine verwandtschaftliche Beziehung zu den Tylenchiden hinwies, die zum Zeitpunkt der Untersuchung noch kontrovers diskutiert wurde (Aleshin et al. 1998a, 1998b, Blaxter et al. 1998) nach neueren molekularbiologischen Untersuchungen jedoch als gesichert gilt (De Ley & Blaxter 2002, 2004, de Ley 2006, Eyualem-Abebe et al. 2006a). Criconematiden, die über 14 Tage in einer Kombination aus Fixierlösung und Färbebad gelagert worden waren, begannen sich langsam von innen und vom Vorderende ausgehend, im Oesophagus leicht zu färben. Dies zeigte, dass der Farbstoff auch bei langer Exposition die Kutikula nicht penetrierte (die Tylenchidenkutikula selbst ist offensichtlich nicht färbbar) sondern allmählich durch die Mundöffnung hinein diffundierte. Diese Beobachtungen bestätigen, dass es grundlegende Unterschiede hinsichtlich der Kutikula bei verschiedenen systematischen Gruppen gibt.

Bei den Untersuchungen mariner Sedimente wird das Flotationsverfahren oft ohne den Zentrifugationsschritt angewandt; die Sedimente werden stattdessen nach dem Suspendieren eine bis mehrere Stunden stehen gelassen und dann über das Sieb abdekantiert (Rondegard, pers. Mittlg., Burgess 2001). Dies wurde mit Breitenbachsedimenten ebenfalls versucht. Die drei so extrahierten Proben hatten Ausbeuten von 42,8, 62,9 und 68,7 % der zentrifugierten Vergleichsproben (Teilproben), woraus gefolgert wurde, dass diese Variante bei Breitenbachsedimenten weniger effizient ist und keine Vorteile hat.

Schließlich wurde zu mehreren Zeitpunkten des Jahres geprüft, inwieweit das aktive Migrationsverfahren nach Whitehead & Hemming (W-H-Tray) im Anschluss an eine Flotations-Zentrifugation das Aussortieren der Nematoden erleichtern bzw. ersetzen konnte. Im Anschluss an eine Extraktion mit Magnesiumsulfatlösung war die Effizienz der Extraktion sehr unbefriedigend, vermutlich wegen Beeinträchtigung der Aktivität der Nematoden durch osmotischen Stress, was auch Overhoff (pers. Mittlg.) beobachtete. Mit Ludox lebend extrahierte Nematoden wirkten jedoch generell vital. Bei unbehandeltem Bachsediment, direkt auf Milchfilter gegeben, wanderten nur etwa 3 % der Tiere durch, die mit Flotations-Zentrifugation und Ludox zu extrahieren waren, während aus mit Ludox extrahierten Extrakten ein nennenswerter Anteil von Nematoden sich unter dem Milchfilter sammelten. Es kann vermutet werden, dass der Extrakt keine günstigen Habitateigenschaften mehr aufweist und daher Nematoden in ihm eine höhere lokomotorische Aktivität zeigen als in unbehandeltem Sediment, das sich von dem normalen Habitat nur hinsichtlich der Temperatur unterscheidet. Da im Mittel jedoch mehr als die dreifache Individuenzahl durch direkte Auszählung der Extrakte ermittelt wurde als mit dem W-H-Tray, kann auch dieses Kombinationsverfahren nicht als Standardverfahren empfohlen werden.

4.3.3.5 Mathematische Kompensation verschiedener Extraktionseffizienzen für eine normalisierte Auswertung aller Proben

Da die Gewinnung der Nematoden aus dem Sediment unerwartet problematisch war, wurde die erste Probenahmeserie, die ein Jahr abdecken sollte, nach neun Monaten abgebrochen. Bei dieser ersten Serie waren die Proben zunächst fixiert worden und erst anschließend extrahiert worden, und es hatte sich erst im Verlauf der Bearbeitung gezeigt, dass die Fixierung häufig unbefriedigend war und die Individuen schlecht erhalten waren, weiterhin, dass die Extraktion nur einen Bruchteil der Gemeinschaft erfasste. Nachdem die zweite Probenahmeserie gestartet worden war, bei der die Proben frisch extrahiert und erst die Extrakte fixiert wurden, musste das Extraktionsverfahren nochmals verändert werden, da vergleichende Extraktion von Teilproben erhebliche Effizienzunterschiede der beiden Extraktionsmedien, Magnesiumsulfat-Lösung und Ludox-Dispersionen erwiesen hatten. (Christl 1995). Da das Projekt bereits erheblich hinter dem Zeitplan war, wurde entschieden, die Probenahmeserie nicht nochmals abzubereiten und neu zu beginnen, sondern fortzuführen und die mit verschiedenen Extraktionsmethoden extrahierten Proben gemeinsam auszuwerten.

Von Anfang an war dabei vorgesehen, unterschiedliche Extraktionseffizienzen zu verrechnen. Um die Basis für diese Umrechnungen zu verbreitern, wurde die im ersten Vierteljahr ausschließlich verwendete Magnesiumsulfatmethode auch nach Einführung der Ludox-Variante parallel weiterverwendet, und zwar mit vierteljährlichen Parallelprobenahmen. So sollte sichergestellt werden, dass möglicherweise abweichende Effizienzunterschiede bei einer sich ändernden Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft nicht unentdeckt blieben. Wie im Ergebnisteil dargestellt, variierten die Unterschiede in der Extraktionseffizienz nicht über den Jahresgang, sondern von Probe zu Probe, und es wurde versucht, den zugrundeliegenden Mechanismus zu ermitteln. Die Daten sahen zunächst danach aus, dass bei größeren Individuen die Effizienzunterschiede geringer seien als bei kleineren. Dies hätte eine elegante mathematische Kompensation der unterschiedlichen Fängigkeit ermöglicht mit Hilfe von Kompensationsfaktoren, die in Abhängigkeit von der – für jedes Individuum bekannten – Körperlänge individuell berechnet werden könnten. Es zeigte sich jedoch, dass die Extraktionseffizienz keine Funktion der Körpergröße war. Insbesondere die kurzen plumpen Criconematidae wurden bei der Magnesiumsulfat-Methode besser extrahiert als nach ihrer Größe zu erwarten gewesen wäre. Verluste durch Eindringen des Extraktionsmediums postulierend, wurde ein Zusammenhang zwischen der Extraktionseffizienz und dem Verhältnis zwischen Nematodenoberfläche und Nematodenvolumen vermutet. In dieses Verhältnis geht die Körpergröße zwar ein, aber ebenso die Körperproportion (dick und plump oder dünn und gestreckt). Doch auch diese Charakterisierung erlaubte keine Prognose der zu erwartenden Extraktionseffizienz, obwohl ein gewisser Trend sichtbar war. Es stellte sich heraus, dass Extraktionseffizienzunterschiede am ehesten mit der Zugehörigkeit zu bestimmten systematischen Gruppen verbunden waren. Dies ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf Unterschiede im Aufbau der Kutikula zurückzuführen, siehe oben.

Es wurden daher die unterschiedlichen Extraktionseffizienzen mathematisch mit spezifischen Faktoren für systematische Gruppen kompensiert (die mittlere Ausbeute aller Ludox-extrahierten Individuen geteilt durch die mittlere Ausbeute aller Magnesiumsulfat-extrahierten Individuen der jeweiligen Gruppe). Die Gültigkeit dieses Verfahrens wurde überprüft, indem Untermengen aller Proben zur Prognose und die übrigen zur Überprüfung des Ergebnisses genutzt wurden. Mir ist bewusst, dass dies nicht einer statistisch sauberen Validierung des Verfahrens gleichkommt. Ein solcher Versuch wäre bei der Variabilität der Proben und dem eher geringen Probenumfang ohnehin negativ ausgefallen.

Dennoch wurde entschieden, diese Methode als die sinnvollste der drei möglichen Optionen anzuwenden. Schlechtere Alternativen wären gewesen, a) die suboptimal extrahierten Proben von der Auswertung auszuschließen, b) sie ohne Kompensation mit anders isolierten Proben gemeinsam auszuwerten oder c) mit einem allgemeinen Kompensationsfaktor normalisiert gemeinsam auszuwerten.

4.3.3.6 Redundanz-Analyse zur Abschätzung des Effekts verschiedener Extraktionsflüssigkeiten

Die Ergebnisse bestätigen, dass die Normalisierung der Abundanzen durch mathematische Kompensation unterschiedlicher Extraktionseffizienzen einen gewissen Einfluss auf die Auswertbarkeit hat, auch wenn die Unterschiede letztlich weniger ins Gewicht fielen als befürchtet. Das war nicht selbstverständlich, da Arten die unterschiedlich stark auf methodische Unterschiede reagierten, nicht gleichmäßig im Bachlängslauf verteilt waren. Die Rhabditida (s.l., einschließlich Tylenchina), welche auch mit Magnesiumsulfat relativ vollständig extrahiert wurden, waren im Oberlauf viel häufiger als im Mittellauf und fehlten im Unterlauf fast vollständig. Diese Unterschiede könnten auf die latenten Variablen durchschlagen und bei nicht-normalisierten Abundanzen einen Zusammenhang zwischen Raum und Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft suggerieren, der bei einheitlicher Extraktionsmethode zumindest weniger deutlich ausfiel. Die Vergleichende Betrachtung der erklärten Varianzen der Tabelle Tab. 10 bestätigen im übrigen, dass die Redundanzanalysen von CANOCO sehr exakt berechnet werden und zu reproduzierbaren Ergebnissen führen. Die im ersten Lauf auf die Covariablen Ort+Zeit zurückzuführende Varianzen entsprechen genau den Summen der Werte der zweiten Analyse, in der zwischen Raum und Zeit differenziert wurde, indem der Ort als erklärende Variable und die Zeit als Covariable definiert wurde, während die extraktionsbedingte Varianz in der Residualvarianz aufging, da in dieser Analyse die Extraktionsmethode nicht als Parameter berücksichtigt wurde. Die Ergebnisse der Redundanzanalyse der mit verschiedenen Methoden vergleichend extrahierten Proben belegte, dass die Gradienten in Raum und Zeit so deutlich waren, dass die durch die unterschiedlichen Extraktionsmethoden bedingte zusätzliche Variabilität die Analyse der Lebensgemeinschaft nicht unmöglich machte. Sie zeigt allerdings auch, dass der Versuch, die Effizienzunterschiede mathematisch zu kompensieren, nur sehr bedingt wirksam war. Der durch die Variable "Probenstelle" erklärbare Anteil an der Gesamtvariabilität erhöhte sich durch die Normalisierung der Abundanzdaten nur unwesentlich, der auf die

Covariable Zeit zurückzuführende Anteil an der Gesamtvarianz war sogar kleiner bei normalisierten Abundanzdaten.

Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu denen der klassischen Statistik. Mittels t-Test oder U-test wurden nicht standardisierte Gesamtabundanzen (Rohdaten) der mit verschiedenen Extraktionsverfahren ausgewerteten Proben verglichen. Die Ergebnisse zeigten signifikante Unterschiede nur bei den nicht-kompensierten Daten, während bei Verwendung normalisierter Abundanzdaten keine signifikanten Unterschiede festzustellen waren ($P = 0.19 - 0.38$, Details nicht dargestellt). Die RDA belegte dagegen, dass die Unterschiede durch Normalisierung der Abundanzdaten nur teilweise abgefangen werden konnten. Das ist insofern nicht überraschend, als gerade bei selteneren Arten, bei denen die Extraktionsunterschiede erheblich sind, in dem Medium mit schlechterer Effizienz, (meist Magnesiumsulfat) die Zahl extrahierter Individuen Null sein kann, während in der Ludox-Unterprobe noch einige Individuen enthalten sind. Ein auf einen Null-Wert angewendeter Kompensationskoeffizient ändert aber nichts an der standardisierten Abundanz für diese Art. Die Artenzahl war sowohl in den mit Magnesiumsulfat als auch in den mit Ludox + WHT extrahierten Proben hochsignifikant niedriger als in den mit Ludox extrahierten und direkt ausgezählten Proben.

In der vorliegenden Untersuchung erwies sich die Extraktion mit Ludox als mit Abstand effizienteste Methode. Es zeigte sich, dass die Kombination verschiedener Methoden in einer Analyse nicht günstig ist und die extraktionsbedingten Unterschiede mathematisch nicht ohne weiteres zu kompensieren sind. In der vorliegenden Arbeit konnte durch vergleichende Extraktion mit verschiedenen Methoden zu verschiedenen Jahreszeiten der Einfluss der Extraktionsmethode jedoch abgeschätzt werden. Weiterhin waren die natürlichen Gradienten in Zeit und Raum so deutlich, dass die Verwendung unterschiedlicher Extraktionsmethoden die ökologische Interpretierbarkeit nicht wesentlich behindert haben sollte.

4.3.3.7 Diskussion der ermittelten Abundanzen im Bezug auf Literaturwerte

Die in dieser Studie nachgewiesene mittlere Besiedlungsdichte von 51 Nematoden pro ml Sediment ist sehr viel höher als in anderen limnischen Studien gefunden wurde und kommt mit etwa 2,500,000 / m² den Besiedlungsdichten mancher terrestrischer Systeme nahe (z.B. Alpehi 1998), wobei die Nematoden dieser terrestrischen Systeme allerdings im Mittel deutlich größer sind als die vielen juvenilen Monhysteriden des Breitenbachs. Selbst ohne Kompensationskoeffizienten für unterschiedliche Extraktionsmethodeneffizienz ermittelte Abundanzen von bis zu 2388 Individuen in einer 10 ml Probe sind um Größenordnungen höher als die Besiedlungsdichten, die bei anderen Studien in limnischen Sedimenten nachgewiesen wurden. Frühe Studien an stehenden Gewässern (Schneider, 1922, 1925; Stefanski 1938) versuchten erst gar nicht, die Abundanzen quantitativ zu ermitteln. Hirschmann 1952, deren Arbeit langsam strömende Gewässer einschloss, suchte Sand- und Schlammproben manuell aus und bediente sich Ködern, um saprobische Nematoden anzulocken. Es ist offensichtlich, dass in all diesen Untersuchungen große Arten stark

überpräsentiert waren. Nach eigener Erfahrung ist es unmöglich, mehr als eine winzige Fraktion aller Nematoden aus unbehandelten Schlammproben zu extrahieren. Pehofer 1977; Prejs 1970, 1977 a, b; Bretschko 1973, 1975, 1984) verwendeten auch aktive Austreibungsmethoden, die Ergebnisse können bestenfalls als halbquantitativ angesehen werden.

Traunspurger untersuchte das Meiobenthos des Königssee, Funtensee, Grünsee und Schwarzsee (Traunspurger 1989, 1991a, b). Er verwendete ein Elutriationsverfahren, wie es in dieser Studie anfänglich auch getestet wurde. Wegen methodischer Probleme wurde dieses Verfahren für Breitenbachsedimente nicht weiter entwickelt, und ich nehme nicht für mich in Anspruch, es umfassend geprüft zu haben. Am Breitenbachmaterial gelangen damit vergleichbare Ausbeuten wie mit den ersten Flotations-Zentrifugationsverfahren mit Magnesiumsulfat-Lösung, nämlich etwa 6 - 30 Individuen pro ml. Traunspurger 1991a fand im Königssee zwischen 100 und 1700 Individuen pro 28cm² Sedimentoberfläche, was, eine gleichmäßige Verteilung im 20 cm langen Sedimentkern voraussetzend, nur 0,1 – 3 Individuen pro ml Sediment entspräche, bei Annahme einer nur 5 cm dicken besiedelten Schicht 0,4 – 12 Individuen pro ml Sediment.

Sievert 1993 fand in Stillgewässern des Münsterlandes zwischen 7 und 4123 Nematoden pro 250 ml Sediment, was maximal 16,5 Nematoden pro ml entspricht; allerdings gab es auch Proben, in denen gar keine Nematoden gefunden wurden. Die mittlere Besiedlungsdichte lag bei 1,4 Individuen pro ml, also in ähnlicher Größenordnung wie im Königssee. Sievert verwendete ein vergleichbares Flotations-Zentrifugationsverfahren wie in der vorliegenden Studie, allerdings nur mit Magnesiumsulfatlösung als Flotationsmedium (spezifische Dichte: 1.2) und keiner Wiederholung der Zentrifugation. Nach meinen Erfahrungen hinsichtlich der Extraktionseffizienz von Magnesiumsulfat und Ludox-Suspension wäre mindestens das dreifache der Individuenzahl in den Proben aus dem Münsterland zu erwarten. Doch selbst dann wären die ermittelten Nematodenabundanzen deutlich niedriger als die des Breitenbaches.

Overhoff 1994a variierte verschiedene Extraktionsverfahren an einem anthropogen beeinflussten Bach im Raum Herborn; dies schloss ein vergleichbares Flotations-Zentrifugationsverfahren ein, wiederum mit Magnesiumsulfatlösung als Flotationsmedium (spezifische Dichten: 1,20 bei der ersten und 1,27 bei der zweiten Zentrifugation, Overhoff 1994a). Das untersuchte Sediment war kiesig (Stechzylinder nicht verwendbar) und die Wassergüte war durch organisch belastete und nitratreiche Einleiter stark beeinträchtigt, weswegen die Ergebnisse nur bedingt mit denen des Breitenbaches vergleichbar sind. Auch hier waren die beobachteten Besiedlungsdichten mit etwa 3 Individuen pro ml um mehr als eine Größenordnung niedriger als im Breitenbach.

In jüngeren Arbeiten, die nach Abschluss der praktischen Arbeit dieser Studie durchgeführt wurden, wurde teilweise auch das Flotationsverfahren mit Ludox an limnischen Sedimenten erfolgreich angewendet und ist mittlerweile eines der Standardverfahren (z.B. Michiels & Traunspurger 2005a, 2005b, Witthöft-Mühlmann et al. 2007). Die

Besiedlungsdichten⁵ in Krähenbach (0,6-2,5 Ind./ml) und Körsch (0,7-24 Ind./ml) waren deutlich niedriger als die im Breitenbach beobachteten. (Beier & Traunspurger 2003a-c). In dem Fluss Schussen wurden Besiedlungsdichten von etwa 1 Ind./ml (Witthöft-Mühlmann et al. 2007) und in der Necker 3 – 38 Individuen pro ml Sediment beobachtet (Traunspurger unveröff., in Traunspurger et al. 2006b)

Es kann demnach davon ausgegangen werden, dass unabhängig von den eingesetzten Extraktionsmethoden die Nematodenabundanzen des Breitenbaches vergleichsweise hoch waren, jedenfalls für limnische Verhältnisse.

In terrestrischen Bodenproben sind 200 Individuen pro cm³ keine Seltenheit (z.B. Freckman 1982), und auch in marinen Proben werden deutlich höhere Individuenzahlen gefunden (z.B. Platt & Warwick 1980, Hodda & Bloemers 1995). Eine Übersicht über Besiedlungsdichten in verschiedenen aquatischen Habitaten gibt Tab. 43.

Tab. 12: Extraktionsverfahren: Übersicht der in anderen Studien gefundenen Besiedlungsdichten umgerechnet auf Individuen pro ml Sediment

Standort	Autoren	i. /m ²	i./cm ³
Maximalwerte aus marinen Biotopen	Patt & Warwick 1980	10 - 23 * 10 ⁶	200 - 460
Marine Sedimente mit hohem Schlickanteil	Patt & Warwick 1980	1 - 5 * 10 ⁶	20 -100
Landwirtschaftl. Bäche	Ahrens 1993	1,56 * 10 ⁵	3,1
Piedmont stream - fine sediments	Bott & Kaplan 1989	3 * 10 ⁴	0,6
Stream sediments	Nicholas et al.1992	1,8 * 10 ⁵	3,6
Fluss vierter Ordnung: Münstersche Aa	Niemann 1992	5 * 10 ⁴	1
Bach zweiter Ordnung	Overhoff, nicht publiziert	1,5 * 10 ⁵	3,0
Teiche und Seen bei Münster MgSO ₄ -WHT	Sievert 1993	2,5 * 10 ⁵	5 (0-33)
Königssee ELUT	Traunspurger 1991a	1,35 * 10 ⁵	2.6
Krähenbach bei Stuttgart – ELUT	Beier et al, 2003b	4,7 * 10 ⁴	0,9 (0,04-3,1)
Körsch bei Stuttgart – ELUT	Beier et al, 2003a	4,8 * 10 ⁵	9,5 (0,6-48)
Breitenbach - Ludox	Christl (vorliegende Arbeit)	2,6 * 10 ⁶	51 (5-780)
Breitenbach - direktes Zählen (mit Ciliaten)	Packroff 1994	7,5 * 10 ⁶	150

Weitere Angaben zu abundanzen freilebender Nematoden in aquatischen Systemen geben Traunspurger 2002, Traunspurger et al. 2006a und Hodda 2006.

Abschließend sei betont, dass auch die in dieser Studie entwickelte und optimierte Methode sicher nicht alle Nematoden erfasst. Wie dargestellt, werden auch nach drei Wiederholungen der Extraktion noch Nematoden gefunden, und auch ein Sieb mit 20 µm Maschenweite ist prinzipiell passierbar für die meisten der Breitenbachnematoden. Ich habe

⁵ Die hier mit einer Elutriationsmethode ermittelten Abundanzen wurden ebenso wie am Breitenbach umgerechnet unter der Annahme, dass eine 5 cm dicke Sedimentschicht gleichförmig besiedelt und tieferes Hyporheal unbesiedelt sei.

Zweifel, dass auch nur der überwiegende Anteil der Nematodenpopulation extrahiert wurde und gehe davon aus, dass die wirklichen Individuenzahlen doppelt so hoch sein könnten, wobei es vorwiegend die kleinen Juvenilen kleiner Arten sein werden, die auch mit Ludox, Dichtezentrifugation und 20 µm Maschenweite nicht quantitativ extrahiert werden können. Es gab bereits zu Beginn der Studie einen Hinweis darauf, dass die tatsächlichen Nematodenabundanzen im Breitenbach noch höher sein könnten. Packroff 1992 wertete die Ciliatenfauna des Breitenbaches aus, wobei sehr kleine und stark verdünnte Subsamples des Sedimentes in Planktonzählkammern bei hoher Vergrößerung direkt durchsucht wurden. Nematoden fielen dabei nur als Zusatzbeobachtung an. In jener Studie wurden 150 Nematoden pro ml Sediment ermittelt (Packroff, pers. Mittlg.). Diese Methode dürfte als quantitativ anzusehen sein. Sie ist für die Gewinnung von größeren Nematodenanzahlen natürlich ungeeignet, da in der ganzen Studie von Packroff nur wenige ml Sediment ausgewertet wurden (die Ciliatendichten rangierten zwischen 200 und 4300 Individuen pro ml Sediment), daher ist das Ergebnis auch nicht unbedingt repräsentativ. Dennoch indiziert Packroffs Studie, dass die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Nematodenabundanzen zumindest in der Größenordnung die realen Verhältnisse widerspiegeln sollten.

5 Sektion B: Computergestützte Bestimmung nach morphometrischen Daten

5.1 Material und Methoden

5.1.1 Bestimmungsliteratur

Die Angaben zur Bestimmung aquatischer Nematoden sind in der Literatur verstreut. Allgemein verwendete Arbeiten zur Einordnung der Familien und Gattungen waren Schneider 1939; Meyl 1960; Goodey 1963; Zullini 1982; Andrásy 1984a und Bongers 1988, für juvenile Pflanzenparasiten ferner ein unpublizierter Schlüssel von Sturhan (pers. Mittlg.). Für nomenklatorische Fragen wurden Gerlach & Riemann 1973 und Lorenzen 1981 herangezogen. Nach Abschluss der eigentlichen Bestimmungsarbeit kamen weitere Werke heraus, die ebenfalls, soweit noch möglich, berücksichtigt wurden, insbesondere bezüglich der Auswirkungen auf die systematische Einordnung der Arten und nomenklatorische Änderungen. Dies waren Loof 1999, 2001, Blaxter et al. 1998, De Ley & Blaxter 2002, De Ley & Blaxter 2004, De Ley 2006, Holovachov 2006, Holovachov et al. 2006 sowie Eyualet-Abebe, Traunspurger & Andrásy 2006 mit den darin enthaltenen Kapitel verschiedener Autoren zu den Ordnungen. Um einfache Vergleichbarkeit mit letzterem Werk zu gewährleisten, wurden die Ergebnisse hier nach der Systematik De Ley und Blaxters 2004 dargestellt, im Zweifel wie in Eyualet-Abebe et al. 2006a angeordnet bzw. wie in den einzelnen Kapiteln angegeben. Spezifische Bestimmungsliteratur für einzelne Gruppen wurde wie folgt verwendet:

Ironina: Ebsary 1985

Alaimina: Andrásy 1961, Andrásy 1964, Andrásy 1977, Clausi & Vinciguerra 1994, Coomans & Raski 1988a, Abebe & Coomans 1996

Prismatolaimoidea: Abebe & Coomans 1996, Andrásy 1964, Coomans & Raski 1988b, Milne 1963, Mulvey 1969

Tobriloida: Loof & Riemann 1976, Tsalolikhin 1983, 1991, 1992

Tripyloidea: Brzeski 1963a, Brzeski 1964, Brzeski & Winiszewska-Slipinska 1993, Tsalolikhin 1983

Dorylaimida: Jairajpuri, S & Ahmad 1993, weiterhin Alekseyev & Dolgova 1993, Abebe & Coomans 1997, Andrásy 1969, Andrásy 1986, Andrásy 1998, Bussau 1991, Coomans & Loof 1970, Jairajpuri 1965, Jairajpuri, Ahmad & Sturhan 1998, Khan, Ahmad & Jairajpuri 1994, Loof 1993, Loof 1994, Loof 1999, Loof & Chen 1999, Loof, Jairajpuri & Ahmad 1994, Moorthy 1937, Peneva, Choleva & Nedelchev 1997, Peralta & Santiago 1996, Santiago & Peralta 1997, Santiago, Peralta & Siddiqi 1993, Thorne & Swanger 1936, Vinciguerra 1986, Zell 1986a

Mononchoidea: Andrassy 1958, Andrassy 1985c, Andrassy 1993a, Coomans & Lima 1965, Jairajpuri 1969, Jairajpuri & Khan 1977, Loof & Winiszewska-Slipinska 1993, Mulvey 1961a, 1961b, 1961c, 1963a, 1963b, 1967a, 1967b, Susulovsky 1988

Anatonchoidea: Andrassy 1993b, Peneva, Neilson & Nedelchev 1999

Monhysterida: Andrassy 1981a, 1984a, Jacobs 1987, 1988, 1992. Weiterhin wurden berücksichtigt: Andrassy 1981c), Jacobs & Heyns 1992, Gagarin 1993, Jacobs et al. 1994 und Brzeski 1993. Außerdem wurden die morphometrischen Daten der im Königssee gefundenen Monhysteriden mit aufgenommen (Traunspurger 1991a).

Plectida: Allen & Noffsinger 1968, Andrassy 1957, Andrassy 1985a, Brzeski 1963b, 1963c, Maggenti 1961a, 1961b, Maggenti, Raski et al. 1983, Raski & Maggenti 1984, Zell 1985, 1991, 1993

Tylenchina allgemein: Siddiqi 1986

Tylenchoidea: Siddiqi 1980, Andrassy 1979b, Andrassy 1981b, Andrassy 1984b, De Grisse 1968, Geraert 1965, 1966a, 1966b, 1997, Geraert & Barooti 1996, Geraert & Raski 1987, Geraert & Raski 1988, Loof 1978, Loof, 2001, Loof & de Grisse 1967, 1974, Loof, Wouts & Yeates 1997, Raski 1975, Raski & Geraert 1985, 1986a, 1986b, Siddiqi 1986

Hoplolaimidae: Andrassy 1985b, Brzeski & Choi 1998, Fortuner 1987, Lamassese & Germani 1998, Marais & Queneherve 1996, Sher 1961, 1963, 1965, 1966, Wouts & Yeates 1994, Yuen 1964

Pratylenchidae: Ebsary & Anderson 1981, Luc 1987, Sher 1968, Tarjan & Weischer 1965

Criconematidae: Andrassy 1979a, De Grisse 1968, Escuer & Bello 1996, Geraert 1966a, Loof, Grisse & de 1967, Loof & De Grisse 1974, Luc & Raski 1981, Luc & Raski 1987, Mehta & Raski 1971, Raski & Luc 1984, Siddiqi 1965, Siddiqi & Goodey 1963, Luc & Baujard 1998, Wouts & Sturhan 1999

Hemicycliophoridae: Costamanso 1998, Goffart 1950, Loof 1968, Rahaman, Ahmad & Jairajpuri 1996, Rahaman & Ahmad 1996

Paratylenchidae: Brzeski 1995, Geraert 1965, Ganguly & Khan 1990, Raski 1975

Rhabditida: Anderson 1969, Andrassy 1984a, Karegar, Deley & Geraert 1997, Osche 1952, Zell 1986b, Zell 1987

5.1.1.1 Bestimmung

Zur Bestimmung wurden ein Phasenkontrastmikroskop der Firma Leitz und später ein Mikroskop der Firma Leica verwendet (DM-RBE). Letzteres war mit Nomarski-Interferenzkontrast, mit einem motorisierten und digital steuerbaren Kreutztisch (Scoposcan) sowie mit einem digitalen Objektivrevolver ausgestattet.

Mit dem Mikroskop war ein Personal-Computer (486) verbunden, an den die Position des betreffenden Nematoden auf dem Objektträger überspielt sowie das derzeit verwendete Objektiv übermittelt wurde.

5.1.1.2 Vermessung morphometrischer Parameter

Ein Digitalisierbrett der Firma Summagraphics (SummaSketch II) war ebenfalls an diesen Computer angeschlossen. Der Cursor wurde mit einem beleuchteten Fadenkreuz ausgerüstet, das durch den Zeichentubus des Mikroskops in das mikroskopische Bild eingespiegelt wurde. Über eine von P. Neumann 1997 (dem an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt sei) programmierte DLL-Schnittstelle konnten zur Messung von Geraden, Kurven und Flächen von J. Krambeck programmierte Algorithmen herangezogen werden, die kalibrierte Streckenmessungen ermöglichen. Da mit dem Computer das momentan eingeschwenkte Objektiv des neuen Mikroskops abgefragt werden konnte, konnte die DDE-Schnittstelle (Excel als Client) von mir so erweitert werden, dass die Messstrecke des Digitalisierbrettes in Abhängigkeit vom verwendeten Objektiv mit einem Kompensationsfaktor verrechnet und direkt in Mikrometern ausgegeben und gespeichert wurde, unabhängig davon, welches Objektiv zum Messzeitpunkt gerade eingeschwenkt war. Diese Programmierung wurde verwirklicht mit dem von Leica mitgelieferten DDE-Treiber und der Excel-implementierten Makrosprache Visual Basic.

Die Positionen der einzelnen Individuen auf den Objektträgern konnten ebenfalls über eine DDE-Schnittstelle in Excel gespeichert sowie mit Hilfe des motorisierten Kreuztisches Scoposcan aus Excel heraus direkt angefahren werden, was für Nachuntersuchungen von Serien sehr zeitsparend war.

Von allen als Dauerpräparat vorliegenden Nematoden wurden die Positionen auf dem Objektträger gespeichert und die bestimmungsrelevanten Strecken vermessen.

Dazu wurde ein Makro programmiert, in dem alle bestimmungsrelevanten Felder eines Datensatzes in festgelegten Reihenfolgen abgefragt wurden, spezifisch für Gruppen und Geschlecht. Die Reihenfolge war dabei so festgelegt, dass als erstes die Körperlänge und sonstige bei schwacher Vergrößerung zu vermessende Strecken abgefragt wurden, und anschließend, am Vorderende beginnend, die mit dem 100er Objektiv zu messenden Parameter nacheinander abgefragt wurden. Je nach Parameter wurden zwei Messmethoden des Digitalisierbrettes verwendet: Eine Abstandsmessung, bei der Anfangs- und Endpunkt mit Mausklick angegeben wurden und der Abstand dieser Punkte als Strecke (in μm) in die Datenbank übernommen wurde, oder als Kurvenmessung, bei der mit gedrückter Cursortaste eine gekrümmte Strecke abgefahren werden konnte. Später wurde auch diese Meßmethode mit Start- und Endklick programmiert, da sich bei gedrückter Taste die Strecke weniger präzise abfahren lässt als mit entspannter Hand. Die Kurvenmessung wurde für gekrümmte Strecken wie Körperlänge oder Spikulum-Länge verwendet, die Abstandsmessung für Borstenlängen, Durchmesser und Abstandsangaben wie Amphidenabstand vom Vorderende.

Es standen 12 Messserien (Matrizen) zur Verfügung, die beim Start jedes neuen Nematoden mit einem Tastenkürzel aufgerufen wurden:

- Kleine Juvenile Körperlänge und Breite; Berechnung des Relativparameters a
- Standard Körperlänge, Breite, Ösophaguslänge, Schwanzlänge und Analbreite (Breite in Höhe des Anus); Berechnung der Standard-Relativparameter a, b, c und c'
- Weibchen (♀) Standard + Weibchenparameter: Vulvaposition (Abstand vom Vorderende), Strecke zwischen Vulva und Anus, Vaginallänge (partim), Breite in Höhe der Vulva, Längen beider Gonaden und Länge der Umschläge, soweit vorhanden, sowie Berechnung der zugehörigen Relativparameter
- Gravide (♀) Standard + Weibchenparameter sowie Eilänge und -breite sowie Berechnung der zugehörigen Relativparameter
- Männchen (♂) Standard + Männchenparameter: Gonaden- und Umschlaglängen, Länge Spikulum links und rechts, Spikulumdicke, Länge und Breite des Gubernakulums, Positionen (Abstand zur Kloake) und Dicken der drei hintersten Supplemente (Parameter k, l, m, n, o, p nach der Formel von Zell 1993)), soweit vorhanden; Berechnung der zugehörigen Relativparameter (die Strecken k, l, m, n, o und p)
- Monhysteridae ♀ Standard, Weibchenparameter sowie Position der Labialen Setae (als der Abstand zwischen Vorderende und der gedachten Verbindungslinie der Setae-Basen) und Länge der längsten labialen Setae, 2 Lippenparameter (Lippenbreite, Lippenhöhe), 3 Amphidenparameter (Abstand der Amphiden vom Vorderende, Amphiden-Durchmesser und Körperbreite in Höhe der Amphiden), Länge somatischer Setae (partim), die Körperbreite in Höhe des Übergangs Oesophagus-Darm (bei Cardia), die Rektumlänge sowie die Länge des zylindrischen (d.h. etwa parallelseitigen) Anteiles des Schwanzes, Länge des fadenförmig ausgezogenen Schwanzabschnittes, Durchmesser des Schwanzendes, Länge des Drüsenröhrchens (soweit erkennbar), alle zugehörigen Relativparameter. Weiterhin fragt das Makro qualitative Merkmale ab: Vorhandensein einer prominenten Postvaginalzelle, Struktur und Anordnung der Eiprimordien, Kontur der Gonaden, sowie das Vorhandensein von Kristalloiden
- Monhysteridae ♂ Standard, Monhysteridenparameter und Männchenparameter
- Plectidae (♀,♂) Standard, Monhysteridenparameter, jeweilige Geschlechtsparameter, zusätzlich Mundhöhlenparameter, Abstand h (s. folgende Seite), Zahl der Seitenlinien, Breite des Seitenfeldes, Ringelbreite (Details s.u.) (eine leicht modifizierte Matriz wurde auch für Enoplida wie *Tobrilus* und *Ironus* verwendet)

- Tylenchidae (♀,♂) Standard, Stachelparameter, Geschlechtsparameter, Seitenfeld und Ringelparameter
- Dorylaimidae (♀,♂) Standard, Stachelparameter, jeweilige Geschlechtsparameter,
- Weitere Parameter wie z.B. die Ringelzahl bei Criconematiden konnten von Hand eingegeben werden.
- Einzelparameter wie die Lage eines Dorsalporus (*Prismatolaimus*), des Nervenrings, Exkretionsporus, Phasmiden oder Dereidenpositionen konnten als Einzelparameter im entsprechenden Feld des Datensatzes vermessen werden

Jede Messung konnte durch die Taste "Backspace " abgebrochen werden, dann sprang das Makro automatisch zurück, blieb jedoch in der Mess-Serie. Nach jeder vollständigen Messung erschien der gemessene Wert im jeweiligen Feld der Excel-Tabelle und das Makro sprang automatisch zum nächsten einprogrammierten Parameter. Dies erlaubte zügiges Vermessen größerer Serien, ohne dass die Hand vom Messcursor des Digitalisierbrettes genommen werden musste. Bei Problemen konnte Parameter für Parameter zurückgesprungen werden, um Fehlmessungen wiederholen zu können, oder das Makro ganz abgebrochen werden ("ESC"). Noch fehlende Parameter des vermessenen Individuums mussten dann einzeln in beliebiger Reihenfolge erneut vermessen werden, indem das betreffende Feld in der Tabelle angeklickt wurde und dann die Einzelmessungsfunktion (als Geraden oder Kurvenmessung) aktiviert wurde. Ein etwaiger vorhandene Wert der Datenbank wurde dann nach Warnmeldung durch den aktuellen Wert überschrieben.

Einige von manchen Autoren als bestimmungsrelevant angesehene Parameter wurden nur bei ca. 1200 Individuen vermessen (durch "partim" gekennzeichnet), in ihrer Variabilität beurteilt und als wenig aussagekräftig von der allgemeinen Vermessung ausgeschlossen. Bei den Monhysteriden waren dies die Lippenhöhe, der Abstand der vordersten somatischen Setae von den Amphiden, die Länge der somatischen Setae, die Breite des Oesophagus, die Position des Nervenringes, die Breite in Höhe der Vulva sowie die Vaginallänge.

Bei Arten mit Kutikula-Ringelung wurde die Breite von 10 Ringen gemessen (und das Resultat durch 10 geteilt), bei Arten mit Lateralfeld dessen Breite und die Anzahl der Laterallinien.

Bei den *Plectus* und *Achromadora* wurde zusätzlich zu den allgemeinen Monhysteriden- und Tylenchiden-Parametern (hier als Mundhöhlenlänge anstelle der Stachellänge) die Höhe der Lippen, die Rektum-Länge sowie der Abstand h (Zell 1993) als der Abstand der Basis der hintersten Schwanzseta vom Schwanzende erfasst.

Weitere familienspezifische Parameter wurden bei Bedarf ebenfalls vermessen: bei den Mononchidae Länge und Breite der Mundhöhle und die Position des Dorsalzahns in der Mundhöhle, bei Dorylaimina der drüsig verdickte Anteil des Oesophagus an der Oesophaguslänge, bei *Rotylenchus* und *Helicotylenchus* die Position der Phasmiden, bei Criconematidae Körperdicke in Höhe der Vulva und Länge der Vagina; weiterhin wurden bei diesen Ringel gezählt und die Lage des Exkretionsporus (als Abstand vom Vorderende) vermessen.

Alle vermessenen Parameter mussten in der Datenbank eindeutig benannt werden, wozu Abkürzungen verwendet werden. Einige Verhältnisparameter sind allgemein in der Nematodenliteratur gebräuchlich (a, b, c, c', V, V'), die übrigen wurden als Quotienten abgekürzt. Da in Access Sonderzeichen wie "/" nicht verwendet werden können, wurden Divisionen durch ein "v" (versus) gekennzeichnet. Manche Felder der Datenbank wurden je nach vermessenem Taxon für verschiedene Inhalte verwendet, die nicht gleichzeitig vorkamen (z.B. Stoma-, Stylet- oder Speerlänge). Da einige der verwendeten Abkürzungen in Tabellen des Ergebnisteils verwendet werden, sei hier eine vollständige Liste der in der Datenbank verwendeten Abkürzungen gegeben (Tab. 13)⁶.

Tab. 13 Liste der verwendeten Kürzel für vermessene morphometrische und qualitative Parameter (Reihenfolge wie in Datenbank)

Kürzel	Definition
BL	Body-Length
BW	Body-Width
OeL	Oesophagus-Length
VP	Vulva-Position
Vad	Vulva-Anus distance
TL	Tail-Length
TW	Tail-Width (Body diameter at level of Anus)
StL	Stoma-Length (or Stylet-Length or Spear-Length)
STW	Stoma-Width (or Stylet-Width or Spear-Width)
StLvLW	Stoma (Stylet-, Spear)-Length / Labial Width
StWvLW	Stoma (Stylet-, Spear)-Width / Labial Width
StLvStW	Stoma (Stylet-, Spear)-Length / Stoma-Width
SSomSet	Somatic Setae (Length)
SSvBW	Somatic Seta/ BodyWidth (%)
AS	post-Amphidal Seta (Distance from anterior end)
ASvAW	post-Amphidal Seta / Amphidal Body-Width
LS	Labial Setae (or Cilia) Length. LS (Length)
LSvLW	Labial Setae length / Labial Width (%)
LH	Lip-Height
LW	Lip-Width
MaD	Mouth-Amphids distance (from anterior end to anterior rim of amphids)
AD	Amphidal Diameter
AW	Amphidal Body-Width
ADvAW	Amphidal diameter / Amphidal Body-Width
MAvLW	Mouth-Amphids distance / Lip-Width
CW	Cardial Width
CWvLS	Lip-Width / Cardial Width
OeD	Oesophagus-Diameter (max)
OeW	Oesophagal Body-Width
OeDvOeW	Oesophagal diameter / Oesophagal Width (%)
OeLvOeD	Oesophagal Length / Oesophagal Diameter
Nvp	Nerve Ring-position (distance from anterior end)
NvpvOeL	Nerve Ring position / Oesophagus-Length (%)
Ex	Excretory pore (distance from anterior end)
ExvOeL	Excretory pore / Oesophagus-Length (%)
LfW	Lateral Field Width
NoLL	Number Lateral Lines
Ann	Annules-Width

⁶ Die Kürzel lehnten sich meist an englische Begriffe an, allerdings nicht immer, so dass in der Datenbank verwendete Begriffe entsprechend heterogen waren. Die hier verwendeten Kürzel und Definitionen sind so wie in der Datenbank selbst verwendet, die sprachliche Mixtur bitte ich zu entschuldigen.

Kürzel	Definition
RL	Rectum-Length
RLvTW	Rectum-Length / Tail-Width
TS	last Tail-Seta-Position (Plectidae) (distance from posterior end)
ffpT	Filiform part of tail
ffpTvTL	Filiform part of tail / Tail-Length (%)
TTL	Terminal Tube Length
TTW	Terminal Tube Width
TTLvTTW	Terminal Tube Length / TT Width
VW	Vulval Width (Body diameter at level of vulva)
VL	Vaginal Length
aGoL	Anterior Gonade Length
pGoL	Posterior Gonade length
aGoFl	Anterior gonadal Flexure
pGoFl	Posterior gonadal Flexure
V	Vulva position / Body-Length (%)
Vs	Vulva position / Head-Anus distance (%)
VLvVW	Vaginal length / Vulval Width
aGoLvBL	Anterior Gonade Length / Body Length
pGoLvBL	Posterior Gonadal Length / Body Length
aGoFlvBL	Anterior gonadal Flexure / Body Length
aGoLvCVd	Anterior Gonadal Length / Cardia-Vulva-distance
Cad	Cardia-Anus-distance = Potential Gonade Space
GovCA	Gonade Lenght / Cardia-Anus distance = Used space (%)*
VAvTL	Vulva-Anus-distance / Tail-length
EggL	Egg Length
EggW	Egg Width
Egga	Egg Length / Egg Width
R	Ringel Gesamtzahl (Criconematidae)
RSt	Ringel bis Styletbasis (Criconematidae)
ROes	Ringel bis Oesophagusbasis (Criconematidae)
REx	Ringel bis Exkretionsporus (Criconematidae)
RV	Ringel bis Vulva (Criconematidae)
RVA	Ringel zwischen Vulva und Anus (Criconematidae)
RA	Ringel hinter Anus (Criconematidae)
SpLL	Spikulum Lenght Left
SpLR	Spikulum Länge Right
SpD	Spikulum Diameter
GubL	Gubernakulum Lenght
GubD	Gubernakulum Diameter
k	Abstand zwischen Anus und letztem prä-analen Supplement
l	Abstand zwischen letztem und vor-letztem prä-analen Supplement
m	Abstand zwischen vorletztem und drittletztem prä-analen Supplement
n	Länge des letzten prä-analen Supplement
o	Länge des vorletzten prä-analen Supplement
p	Länge des drittletzten prä-analen Supplement
SpLvSpD	Spikulum Length Left / Spikulum Diameter
SpLvTW	Spikulum Length Left / BodyDiameter at level of Anus
TLvSpL	Tail Length / Spikulum Length
a	Body-Length / Body-Width
b	Body-Length / Ösoph-Length
c	Body-Length / Tail-Length
cs	Tail-Length / Tail-Width
Hypodermdr	Hypodermal glands (present / type) (Plectidae)
LiAnsatz	Lips offset, slightly offset or continuous with body contour (Plectidae)
LSiRichtg	Labial Setae direction (anteriad, laterad: Plectidae)
Klp	Type of Cardia valve (Plectidae)
Cardia	Shape of Cardia (Plectidae, Monhysteridae)
PAS	post-anale Setae (position: Plectidae)

Kürzel	Definition
PVC	Postvulvar Gland (Monhysteridae)
GoGlattRauh	Outer contour of gonads even or "hubbelig" ⁷ (Monhysteridae)
GoEinrhZweirhMehrhh	Cells in gonades arranged in one, two or several rows (Monhysteridae)
OviOviviviVivipar	Ovipar, vivipar (Monhysteridae)
KlpmlaengsStrukt	Klappenapparat mit Längsstruktur (Monhysteridae)
Cscheibe	Cardia scheibenförmig (Monhysteridae)
Coval	Cardia oval (Monhysteridae)
CKappe	Cardia kappenförmig (Monhysteridae)
CHerzf	Cardia herzförmig (Monhysteridae)
CTrapez	Cardia trapezförmig (Monhysteridae)
CRechteck	Cardia rechteckig (Monhysteridae)
TTDorsgekrSteilkegel	Tail tip: dorsad gekrümmt – steilkegelig
pseudobulb	Ösophagus "pseudobulbös"
Oclln	Ocelli vorhanden
Kristalloide	Kristalloide vorhanden
VagSph	Distinct vaginal sphincter discernible
weight	weight [µg] (Andrássy formula)

5.1.1.3 Computergestützte Bestimmung unter Verwendung morphometrischer Parameter (*Monhysteridae*, teilweise *Plectidae*)

Bei den Monhysteriden beginnen die Bestimmungsschwierigkeiten bereits auf Gattungsebene, auf Artebene herrscht zumindest bei den kleinen Formen ein Zustand äußerster Verwirrung. Daher wurde das Problem auf vier verschiedene Weisen angegangen:

1. Versuch der Bestimmung nach den vorhandenen, z.T. nicht publizierten Schlüsseln.
2. Vermessung aller Individuen mit dem Digitalisierbrett und automatische, makroprogrammierte Bestimmung zunächst mit dichotomen, dann polytomen Aufbau nach beschriebenen Arten
3. Zuordnung aller vermessenen weiblichen Individuen des Breitenbach entlang graphisch erkennbarer Diskontinuitäten verschiedener Parameter (zu insgesamt 20 Formen)
4. Überprüfung der Zuordnung anhand eines polytomen elektronischen Bestimmungsschlüssels

Zusätzlich wurde mit der Hilfe eines digital simulierten neuronalen Netzwerkes (entwickelt durch und programmiert von M. Obach) versucht, Gruppen innerhalb der morphometrischen Datenbank zu bilden.

⁷ mit "hubbelig" war eine Gonade gemeint, deren Eiprimordien sich bereits abrundeten und der äußeren Kontur der Gonade ihre Rundungen aufzwingen, so dass sie wie ein mit einer Rispe Trauben gefüllter Nylonstrumpf aussah. Als "glatt" wurden dementsprechend Gonaden bezeichnet, bei denen die Kontur aussen glatt war und die Eiprimordien walzenförmig in der Gonade lagen und deren äußere Kontur nicht beeinflussten.

Gattungsdefinitionen:

Innerhalb der Monhysteridae ist bereits die Differenzierung der Gattungen problematisch, wie im Diskussionsabschnitt weiter ausgeführt wird. Wegen dieser Unsicherheiten wurden bei allen adulten *Monhysteriden*- Individuen zunächst die gleichen morphometrischen Parameter vermessen und die Daten der drei im Breitenbach gefundenen Gattungen in einer gemeinsamen Datenbank zur computergestützten Analyse wieder vereinigt.

In einem ersten Schritt wurde das bereits vermessene Material mit Hilfe von Punktwolkendiagrammen visuell gesichtet. Einige Beispieldiagramme sind in den Ergebnisteil aufgenommen, allerdings bereits mit farblich differenzierten Arten, zu Beginn der Analyse hatten alle Punkte die gleiche Signatur. Im ersten Schritt wurden sequentiell verschiedene Parameter des Materials dargestellt, abgrenzbare Punktwolken separat gespeichert und die übrigen Individuen anhand anderer Parameter weiter differenziert. Anschließend wurden die differenzierten Einheiten mit existierenden Beschreibungen verglichen und, wo diese fehlten, neue Formen morphometrisch abgegrenzt und diese zusammen mit den bereits bekannten Arten in einem gemeinsamen Schlüssel vereinigt. Wegen der geringen Unterschiede bei vielen Parametern war dies nur mit einem polytomen Schlüssel zu leisten.

Ältere Beschreibungen vieler Arten sind vielfach lückenhaft, da die Relevanz bestimmter Merkmale nicht bekannt war und diese nicht geprüft wurden. Für andere Merkmale wurde oft kein Bereich angegeben, innerhalb dessen die Werte liegen sollen, sondern nur ein einzelner Messwert. Wegen der Funktionsweise des Bestimmungsschlüssels muss in diesen Fällen eine künstliche Spannweite berechnet werden (s.u.).

In den mir bekannten taxonomischen Arbeiten werden Merkmalsspannen meist durch Mittelwert, Minimal- und Maximalwert wiedergegeben. Als Mittelwert wird dabei der einfachen Berechnung halber das arithmetische Mittel verwendet oder sogar nur die Mitte der Spannweite zwischen Minimal- und Maximalwert angegeben. In der vorliegenden Arbeit wurde als „sachlich richtiger Mittelwert“ (Eckey et al. 1992) grundsätzlich der geometrische Mittelwert verwendet und bei der Abschätzung von Spannen (s.u.) der vorhandene Wert als geometrisches Mittel interpretiert, siehe Diskussion.

Wenn sowohl die Merkmale der bekannten Arten als auch die Messwerte eines zu bestimmenden Individuums digital vorliegen, kann der automatisierte Bestimmungsschlüssel angewendet werden. Dabei wurde zunächst der vorhandene dichotome Bestimmungsschlüssel von Andrassy 1984a einprogrammiert. Viele Individuen des Breitenbachmaterials stimmten nicht mit vorhandenen Beschreibungen überein. Der dichotome Schlüssel weist oftmals nur ein Merkmal pro Gabelung auf, wodurch die Wahrscheinlichkeit einer Fehleinordnung hoch ist. Da eine einmalige Fehleinordnung bei dichotomen Schlüsseln aber zwangsläufig zu Fehlbestimmungen führt (einer der wesentlichen Nachteile jeden dichotomen Schlüssels), wurde versucht, einen polytomen Bestimmungsschlüssel zu entwickeln. Aufgrund der Zahl der Merkmale, deren Ausprägung mit denen verschiedener Artbeschreibungen verglichen werden mussten, wäre dieses Vorhaben ohne Computerunterstützung zum Scheitern verurteilt gewesen.

5.1.1.4 Funktionsweise des *polytomen elektronischen Bestimmungsschlüssels*

Da die Daten ohnehin in Excel eingespeist wurden, lag es nahe, auch die elektronische Weiterverarbeitung in Excel zu implementieren. Dies wurde mit der Visual-Basic-Makrosprache verwirklicht (in die mich Paul Neumann dankenswerterweise einwies und die Schnittstellen zum Mikroskop und Digitalisierbrett gleich selbst programmierte, s.o.). Das letztlich verwendete Programm wurde wiederholt durch Versuchslauf, Modifikation und erneuten Versuchslauf optimiert, um bei den meisten Individuen einen Bestimmungsvorschlag zu erreichen, dessen Ergebnisziffer (Übereinstimmungsindikator) deutlich besser war als der eines möglichen alternativen Bestimmungsvorschlages (für jedes Individuum wurden bis zu 5 Bestimmungsvorschläge gemacht). Es konnte entweder ein einzelnes Individuum analysiert werden (dann wurde ein detailliertes "Logfile" in einem Excelblatt erstellt), oder eine ganze Serie von Datensätzen bestimmt werden.

Das Bestimmungsprinzip der polytomen Computerschlüssel war iterativ und erfolgte in drei Ebenen:

1. Ebene: Merkmal:

Für jedes Bestimmungsmerkmal wurde der Messwert mit der Wertespanne dieses Merkmals einer beschriebenen Art verglichen. Ergebnis war eine Ergebnisziffer "Comperg"

2. Ebene: Beschriebene Art:

Für jede beschriebene Art wurde aus den vorzeichenlosen Werten aller Ergebnisziiffern ein Übereinstimmungsindex ermittelt "Compresult"

3. Ebene: Ausgabe des Bestimmungsvorschlages:

Für jedes bestimmte Individuum wurde auf etwaige Übereinstimmungsindices geprüft. Bei mehreren gültigen Übereinstimmungsindices (also grundsätzlicher Vereinbarkeit mit mehreren Beschreibungen) wurden diese aufsteigend sortiert und die beschriebene Art mit der geringsten Abweichung wurde für das bestimmte Individuum als Bestimmungsergebnis vorgeschlagen. Zusätzlich konnten bis zu vier weitere Arten angegeben werden, sofern für weitere Arten ein Übereinstimmungsindex berechnet werden konnte, siehe Ausschlusskriterien.

Dieses Bestimmungsmodul konnte entweder direkt beim Vermessen am Mikroskop aufgerufen werden, was eine direkte visuell Überprüfung des vorläufigen Bestimmungsergebnisses ermöglicht, oder eine Datei mit bereits bestimmten Individuen konnte als Serie abgearbeitet werden (die automatisch generierten Bestimmungsvorschläge wurden dann in neuen Spalten rechts des ursprünglichen Bestimmungsergebnisses abgelegt).

Die Bestimmung eines Individuums dauerte mit der vorhandenen Hardware 3 – 4 Sekunden. Sollte eine größere Serie abgearbeitet werden, musste das Programm über Nacht laufen, da auf eine Optimierung hinsichtlich Schnelligkeit verzichtet wurde. Für einen Datensatz mit 6000 Individuen musste bei der verwendeten Hardware (Pentium II, 400 Mhz, 128 MB Arbeitsspeicher, Betriebssystem NT) mit 6 Stunden Laufzeit gerechnet werden. Moderne Systeme sind entsprechend schneller.

Zu 1: Merkmalsebene:

Als Einführung sei zunächst die Funktionsweise eines ganz einfachen Prototypen dargestellt:

Vorhanden seien zwei Datenbanken: Eine Artbeschreibungs-Datenbank, die die morphometrischen und qualitativen Daten vorhandener Beschreibungen als Matrizen-Datensätze enthält, und die Datenbank mit den Daten neu vermessener Individuen.

Das Bestimmungsmodul verglich nun den Datensatz des zuletzt vermessenen Individuums Parameter für Parameter mit allen vorhandenen Matrizen-Datensätzen, jeweils einen Art-Datensatz nach dem anderen abarbeitend. Es wurde geprüft, ob der Messwert des jeweiligen Parameters innerhalb der Spanne des entsprechenden Parameters der ersten Art lag. Falls ja (Übereinstimmung, Variable $\langle \text{Comperg} \rangle = 0$), wurde anschließend der nächste Parameter verglichen u.s.w. Sobald ein Parameter nicht vereinbar war (keine Übereinstimmung, $\langle \text{Comperg} \rangle = 1$), wurde der Vergleich für die Art abgebrochen und der erste Parameter der nächsten Art mit dem jeweiligen Messwert verglichen.

Am Ende gab das Makro keine, eine oder mehrere Arten aus, die in Frage kamen, da bei ihnen alle Messwerte des zu bestimmenden Individuums innerhalb der bekannten Spannen lagen (also für jeden Parameter Übereinstimmung, immer $\langle \text{Comperg} \rangle = 0$)

Zu 2: Beschriebene Arten:

Damit dieses Programm funktionieren konnte, mussten zwei Voraussetzungen erfüllt sein:

- Alle Parameter, die verglichen werden sollten, mussten bei der jeweiligen beschriebenen Art aufgeführt sein
- Alle quantitativen Parameter mussten als Merkmalsspannen angegeben sein.

Bei vielen beschriebenen Arten sind einzelne Parameter nicht bekannt. Es war nicht Ziel dieser Arbeit, die Monhysteridae zu revidieren. Es hätte den Rahmen der Arbeit gesprengt, Typenmaterial - soweit überhaupt erhalten - zu untersuchen, um die Datensätze zu ergänzen.

Eine mögliche Lösung wäre gewesen, nicht vorhandene Parameter als grundsätzlich übereinstimmend zu definieren. Eine zweite war, die Zahl zu überprüfender Parameter variabel zu programmieren. Waren 5 von 25 Parametern nicht definiert, wurden nur die übrigen 20 verglichen. Die zweite Variante wurde verwirklicht, da sie alle vorhandenen Daten nutzen kann und empfindlicher ist, wenn die Daten nicht nur binär (vereinbar – nicht vereinbar) wie bei dem oben beschriebenen Prototypen ausgewertet werden, sondern quantitativ, s.u..

Bei anderen Artbeschreibungen sind vielfach keine Merkmalsspannen, sondern nur einzelne Werte angegeben. Um diese Arten in Datenbank und Computerschlüssel gleich behandeln zu können, musste aus jedem Einzelwert eine Spanne errechnet werden. Dabei wurde der vorhandene Wert als geometrischer Mittelwert interpretiert und von ihm ausgehend

ober- und unterhalb ein Bereich als Spanne definiert. Um die Weite dieser Spanne für jeden Parameter separat bestimmen zu können, wurde ein Spannungskoeffizient eingeführt, der für den jeweiligen Parameter die zu erwartende Streuungsbreite angibt und auf alle Arten mit fehlenden Spannenangaben beim entsprechenden Merkmal angewendet wurde. Er orientiert sich an den Spannen vollständig beschriebener Arten und ist entsprechend bei Parametern, die eine hohe Streuung aufweisen, höher (z.B. 20 % bei Amphidenposition) als bei solchen, die generell weniger streuen (z.B. 5 %, relative Vulvaposition V').

Für neu im Breitenbach gefundene Formen wurden entsprechende Matrizen-Datensätze generiert und den vorhandenen Beschreibungen gleichgestellt. Um einer von der Zahl vermessener Individuen abhängigen Aufblähung der Merkmalsspannen durch aberrante Individuen vorzubeugen, wurden als Begrenzung der Merkmalsspannen nicht Minimal- und Maximalwerte, sondern 5% und 95%-Quantile verwendet.

Ein separates Datenpflegemodul leistete diese Vervollständigung der Artbeschreibungs-Datenbank, berechnete also Min- und Max-Werte unter Verwendung des Spannenkoeffizienten, da Datenlücken zu Fehlermeldungen des Hauptprogramms geführt hätten. Waren für einen Parameter gar keine Daten in der Beschreibung vorhanden, oder konnten sie bei dem vermessenen Individuum nicht ermittelt werden (ungünstige Lage, schlechter Erhaltungszustand) wurde der Parameter bei dem entsprechenden Vergleich nicht berücksichtigt.

Im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Prototypen wurde bei der endgültigen Version nicht nur binär auf "innerhalb der Spanne" oder "außerhalb der Spanne" geprüft, sondern es wurde ein Übereinstimmungskoeffizient berechnet, der ein Maß für die Position des Messwertes innerhalb der vorgegebenen Spanne darstellte und auch die Definition von Toleranzbereichen außerhalb der Spanne zuließ (s.u.).

Dieser elektronische automatisierte Schlüssel wurde zunächst dem klassischen dichotomen Schlüssel folgend programmiert, jedoch bald auf eine polytome Funktionsweise umgestellt. Dies verhinderte, dass ein Individuum aufgrund einer grenzwertigen Merkmalsausprägung zunächst dichotom einer falschen Übergruppe zugeordnet wurde und bei folgenden Schritten Unstimmigkeiten offenbar wurden, die Fehlermeldungen verursachten (durch Unvereinbarkeit mit den vorhandenen Optionen). Die gleichzeitige Überprüfung aller Parameter verringerte die Zahl der einer falschen Art zugeordneten Individuen erheblich.

Es sank allerdings auch die Zahl eindeutig einer Art zugeordneter Individuen: Individuen mit knapp außerhalb der Spanne liegenden Maßen wurden zunächst als nicht bestimmt markiert. Ein weiterer Nachteil dieses Prototypen war, dass keine Informationen verwendet wurden, inwieweit ein Maß im Zentrum der Spanne, ober- oder unterhalb, in der Nähe eines Grenzwertes oder weit außerhalb lag. Als Ergebnis des Vergleiches sowohl des jeweiligen Merkmals als auch des Gesamtvergleichs mit einer Art wurde nur <1> oder <0> ausgegeben.

Eine detailliertere Analyse musste die vorauszusetzende schief-glockenförmige Häufigkeitsverteilung der Werte berücksichtigen.

In der endgültigen Version wurde eine log-normale Verteilung zugrundegelegt und <Comperg> mithilfe einer zweiteiligen Glockenkurvenfunktion definiert: Nimmt <Comperg>

den Wert "0" an, bedeutet dies größtmögliche Übereinstimmung (Messwert liegt genau auf dem geometrischen Mittel). Die in der Bestimmungsliteratur angegebenen Endpunkte Min und Max⁸ wurden als "-0,5" und "+0,5" definiert, was 100% der vorgegebenen Spanne entspricht. Als Ausschlusskriterium wurde aber nicht Übereinstimmung mit diesem Bereich, sondern mit einem um die Hälfte erweiterten Bereich festgelegt, um leicht aberrante Individuen nicht von vorneherein auszuschließen (siehe Abb. 19). Erst bei Werten über ca. "+0,7" oder unter "-0,7", was dem 1,5-fachen der angegebenen Streuung entsprach, wurde der Messwert als mit der vorgegebenen Merkmalsspanne unvereinbar gewertet. In der letzten Version wurde die Überprüfung des Individuums mit einer beschriebenen Art erst dann abgebrochen, wenn ein bis als drei Parameter das Ausschlusskriterium erfüllten (je nach Gesamtzahl verglichener Parameter). Sonst wurde zumindest eine numerische Ergebnisziffer berechnet <Compresult>. Zur weiteren Verarbeitung der Ergebniszißern siehe unten.

Die in dem Programm verwendete Ergebnisfunktion ist (Abkürzungen s.u.)

$C = IF(W < ((s \cdot x) 0,5); \quad '(Wenn \text{ Messwert } W \text{ kleiner als Geomittel der Vorgabespanne})$

$1/(((W - ((s \cdot x) 0,5))/((s \cdot x) 0,5) - s) 4 + 1); \quad '(Glockenkurve \text{ unterhalb Mittelwert})$

$1/(((W - ((s \cdot x) 0,5))/(x - ((s \cdot x) 0,5))) 4 + 1) \quad '(Glockenkurve \text{ oberhalb Mittelwert})$

wobei

C = Comperg (Ergebnis des Vergleichs, Wert zwischen 0 und 1)

W = Messwert

s = Minimalwert („small“)

x = Maximalwert („XL“)

Syntax:

$IF(<Bedingung>; <Ergebnis-bei-Zutreffen>; <Ergebnis-bei-Nicht-Zutreffen>)$

„x0,5“ = Quadratwurzel aus x

„x4“ = vierte Potenz von x

Da eine log-normale Verteilung vorausgesetzt wurde, musste die Kurve asymmetrisch programmiert werden (siehe Abb. 19). Eine Logarithmierung sollte aus rechentechnischen Gründen jedoch vermieden werden. Einen pragmatischen Ausweg stellte die getrennte Definition der beiden Kurvenhälften ober- und unterhalb des Lagemaßes dar. Für den Bereich unterhalb des Lagemaßes wurde die Differenz zwischen Lagemaß (geometrischem Mittel) und Minimum, für den Bereich oberhalb die Differenz zwischen Maximum und Lagemaß als Streuungsmaß verwendet. Die Ergebnisziffer <Compresult> (als Maß für den Gesamt-Übereinstimmungsgrad) ist definiert als Summe aller vorzeichenlosen Einzelwerte von <Comperg> geteilt durch die Anzahl verglichener Parameter. Diese wurde bei der endgültigen Codierung erst NACH jedem Vergleich hochgerechnet (Formel auf folgender Seite in Box).

⁸ Bzw. 5%- und 95%-Quantile bei neu generierten Einheiten, also bislang nicht beschriebenen Arten des Breitenbachs

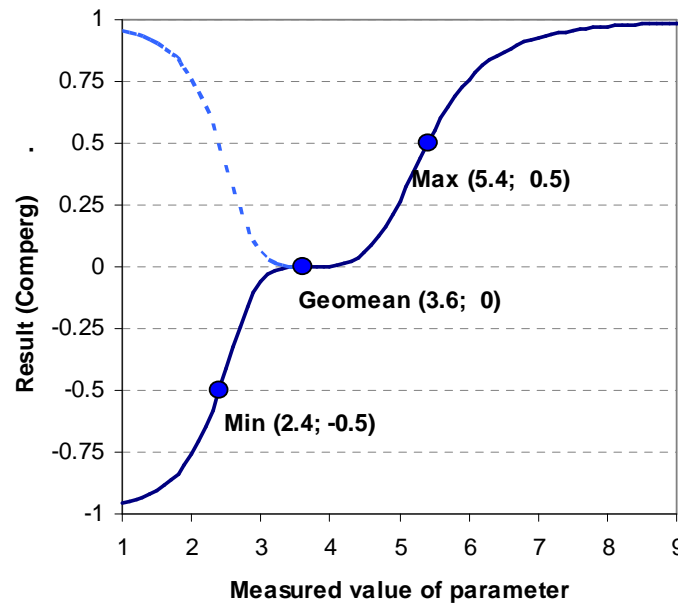


Abb. 19: Darstellung der Ergebnisfunktion in Abhängigkeit von den vorgegebenen Werten:

Im Beispiel sei die von einem Autor angegebene Spanne des Parameters X der Art Y 2,4 - 5,4. Das Geometrische Mittel wird als 3,6 berechnet. Wenn der gemessene Wert genau auf 3,6 fällt, ist das Vergleichsergebnis C = "0", beim Minimum ist C = "-0,5" und beim Maximalwert C = "+0,5". Für die Berechnung der Gesamtergebnisziffer für die Art Y werden die Absolutwerte aller Parameter verwendet (gestrichelte Kurve)

$$\langle \text{Compresult} \rangle = \frac{\sum (c_{p1} + c_{p2} + c_{p3} + \dots + c_{pn})}{n}$$

wobei

c_{p1} = Vergleichsziffer des Parameters 1 (Körperlänge)

c_{p2} = Vergleichsziffer des Parameters 2 (Körperdurchmesser)

c_{p3} = Vergleichsziffer des Parameters 3 (...)

c_{pn} = Vergleichsziffer des n-ten Parameters

n = Anzahl verglichener Parameter des jeweiligen Individuums

In diese Vergleichsberechnung geht jeder Parameter mit gleichem Gewicht ein. Es wäre möglich, Parameter, die sich als besonders sicher erwiesen haben, mit einem stärkeren Gewicht einfließen zu lassen. Darauf wurde schließlich aus folgenden Gründen verzichtet:

- Aussagekräftige Parameter sind in der Regel ohnehin durch eine besonders enge Spanne gekennzeichnet
- es gibt keine eindeutigen Kriterien für eine Gewichtung, mithin wäre jede Definition bis zu einem gewissen Grad willkürlich gewesen
- die Erprobung zeigte, dass auch ohne Gewichtung der Parameter eine sichere Zuordnung vermessener Individuen zu Arten möglich war.

Wie oben bereits ausgeführt, war die Zahl n der verglichenen Parameter variabel programmiert, da sowohl die erkennbaren Parameter des vermessenen Individuums leicht variieren konnten, als auch die Zahl der in den Beschreibungen erwähnten Parameter. Von vielen beschriebenen Arten waren nur 15 quantitative Parameter bekannt, folglich kann die Übereinstimmung mit einer dieser Arten nur anhand von $n = 15$ Vergleichen überprüft werden. Konnte beim zu bestimmenden Individuum ein Parameter nicht vermessen werden, reduzierte sich n entsprechend. Bei neu im Breitenbach gefundenen Formen, die zunächst als taxonomische Einheiten gleichberechtigt wie beschriebene Arten behandelt wurden, konnten bis zu 31 vermessene Parameter überprüft werden.

Zu 3: Ausgabe des Bestimmungsvorschlages:

Am Ende der Bestimmung eines Individuums war sein Datensatz mit allen 153 als Matrizen eingegebenen taxonomischen Einheiten (s.u.) verglichen worden, und die in Frage kommenden Arten wurden anhand der jeweiligen Ergebnisziffer <Compresult> sortiert und in aufsteigender Reihenfolge ausgegeben, sofern mehrere Arten als vereinbar galten. Bis zu fünf Ergebnisse konnten pro Individuum ausgegeben werden.

5.1.1.5 Aufbau der Artbeschreibungs-Datenbank

Da die Beschreibungen verschiedener Autoren teilweise erheblich voneinander abwichen und es nicht immer möglich war, die zutreffendere Merkmalsausprägung zu ermitteln, wurden auch verschiedene Beschreibungen derselben Art zunächst als separate taxonomische Einheiten behandelt. Es wurden alle vorhandenen Beschreibungen von Andrassy 1981, 1984, Jacobs 1988 sowie die in Traunspurger 1991a beschriebenen sowie im Breitenbach gefundenen Formen als Matrizen in die Vergleichsdatenbank aufgenommen. Dadurch gab es z.B. 4 taxonomische Einheiten für *Eumonhystera dispar*, eine nach Andrassy, nach Jacobs, nach Traunspurger und die Maße der Breitenbachpopulation im System. Diese Duplikation führte allein für die Monhysteridae zu 153 taxonomischen Einheiten, mit denen jeder zu bestimmende Nematode verglichen wurde.

5.1.1.6 Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit

Juvenile und damit meist unbestimmbare Individuen wurden zunächst dem Anteil der Adulten entsprechend den Arten zugeordnet. Für die Darstellung der Anteile einzelner Arten / Gattungen an der Gesamtlebensgemeinschaft können die so berechneten Individuenzahlen verwendet werden. Bei dieser Herangehensweise geht allerdings ein Teil der Information, z.B. unterschiedliche Habitate verschiedener Stadien der gleichen Art, verloren. Bei allen Individuen wurden die Körperlänge und die Dicke vermessen sowie der Quotient daraus (das Proportionsmaß "a") berechnet. Bei Analyse der Zuordnung zu einzelnen Proben stellte sich heraus, dass es Proben mit großen juvenilen Individuen gab, die nach dem Proporz der Adulten kleinen Arten zugeordnet wurden, denen sie nicht angehören können. Um so viel

Information wie möglich aus den Daten zu gewinnen, wurde daher bei der Gattung *Eumonhystera* ein kombinierender Versuch der Zuordnung sowohl nach morphometrischen Merkmalen als auch nach Häufigkeiten unternommen. Die Idee dahinter ist, dass innerhalb der juvenilen Individuen einer Probe viele Individuen auf eine Reihe von Arten eingegrenzt werden können, z.B. weil sie größer als kleinere Arten oder schlanker als einige plumpe Arten waren. Bei dieser Zuordnung wurden nur die häufigeren Arten berücksichtigt, Details siehe Ergebnisteil (Tab. 15 und Tab. 16).

Bei *Monhystera* war eine entsprechende Differenzierung nicht möglich, da sich alle Arten sowohl in der Morphologie als auch in der Endgröße nicht deutlich genug voneinander unterschieden, um einen nennenswerten Anteil der Juvenilen differenzieren zu können.

5.2 Ergebnisse

5.2.1 Bestimmungsergebnisse

5.2.1.1 Einleitung

Die ursprüngliche Annahme, der überwiegende Teil der Monhysteriden des Breitenbachmaterials lasse sich mit den existierenden Bestimmungsschlüsseln (Meyl 1960, Andrassy 1980, 1984, Jacobs 1987) bestimmen, traf nicht zu. Abb. 21 bis Abb. 24 illustrieren, wie das Breitenbachmaterial anhand der ersten diagnostischen Merkmale aufgeteilt worden wäre. Daher wurden alle üblichen diagnostischen Merkmale der adulten Individuen, also vorwiegend quantitative morphometrische Messungen, in eine Datenbank aufgenommen und anhand dieser versucht, taxonomische Einheiten zu bilden und mit existierenden Arten verglichen.

5.2.1.2 Visuelle Überprüfung publizierter dichotomer Bestimmungsschlüssel mittels Punktwolkendarstellungen

Im Lauf des Projektes wurden mehrfach Daten aller bislang vermessener Individuen in Excel-Tabellen vereinigt und ausgewählte Parameter erst des ganzen Tiermaterials, später abgrenzbarer Teilmengen mit Hilfe von Punktwolkendiagrammen visuell gesichtet und mit existierenden Bestimmungsschlüsseln und anderen präzisen Literaturdaten verglichen (Andrassy 1980, 1984, Jacobs 1987, Traunspurger 1991a). Einige Beispieldiagramme seien im folgenden im Bezug auf die Bestimmungsschlüssel von Andrassy⁹ besprochen. Die

⁹ Meyl 1960 enthält noch weniger Arten und versucht keine dichotome Auftrennung des Materials, was die Benutzung mühsam macht, Jacobs (1988) enthält zwar interessante neue Aspekte, aber viele Unstimmigkeiten, die eine praktische Nutzung des Bestimmungsteiles vereiteln. Der *Eumonhystera* -Abschnitt von Bongers (1988) enthält nur 6 Arten und Fehler.

Punktwolkendiagramme¹⁰ konnten frei aus allen Parametern zusammengestellt werden. Im ersten Schritt wurden sequentiell verschiedene Parameter des Materials dargestellt, abgrenzbare Punktwolken separat gespeichert und die übrigen Individuen anhand anderer Parameter weiter differenziert. Anschließend wurden die differenzierten Einheiten mit existierenden Beschreibungen verglichen und, wo diese fehlten, neue Formen morphometrisch abgegrenzt.

Da mehr als 20 Formen unterschieden werden konnten, die nur teilweise beschriebenen Arten zuzuordnen waren, wurden im Anschluss die Minimal-, Mittel- und Maximalwerte der aufgetretenen Einheiten bestimmt und mit denen beschriebener Arten verglichen.

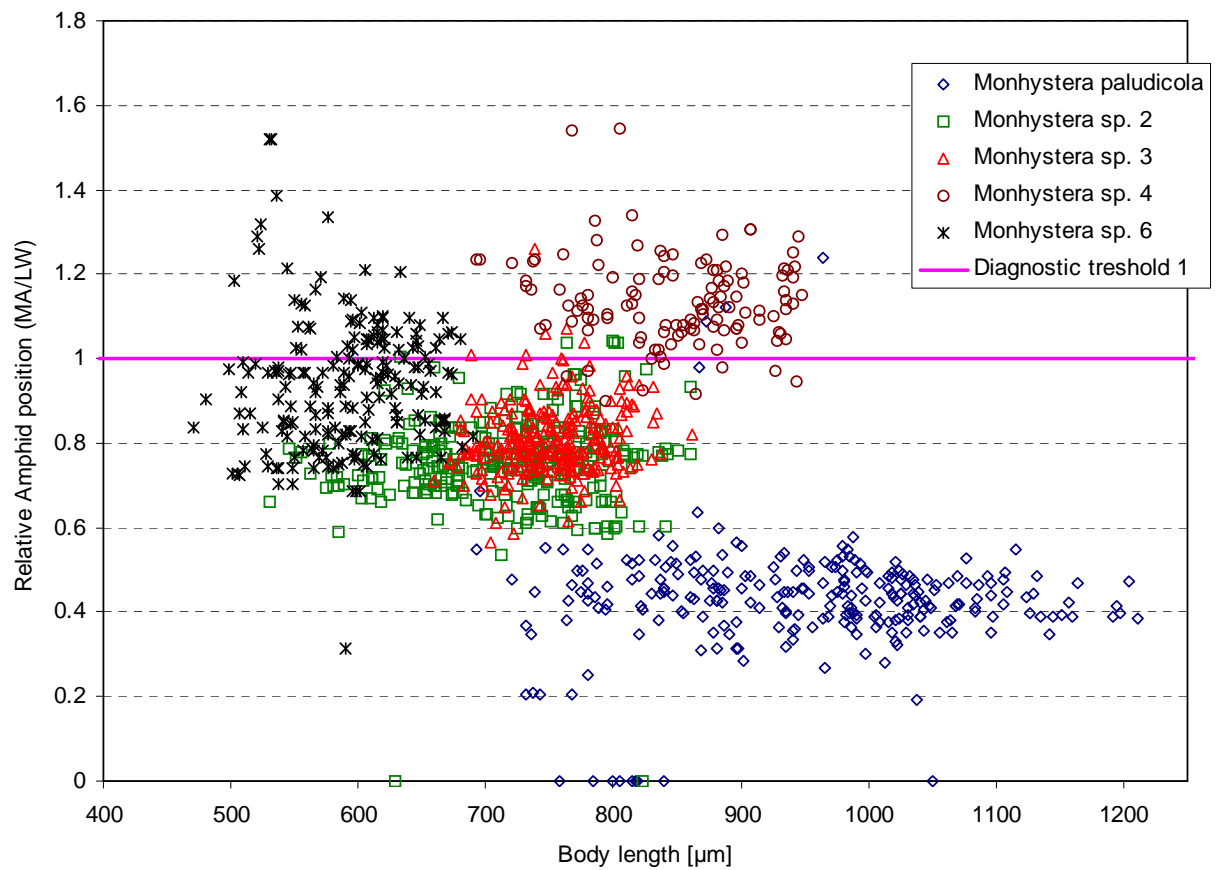
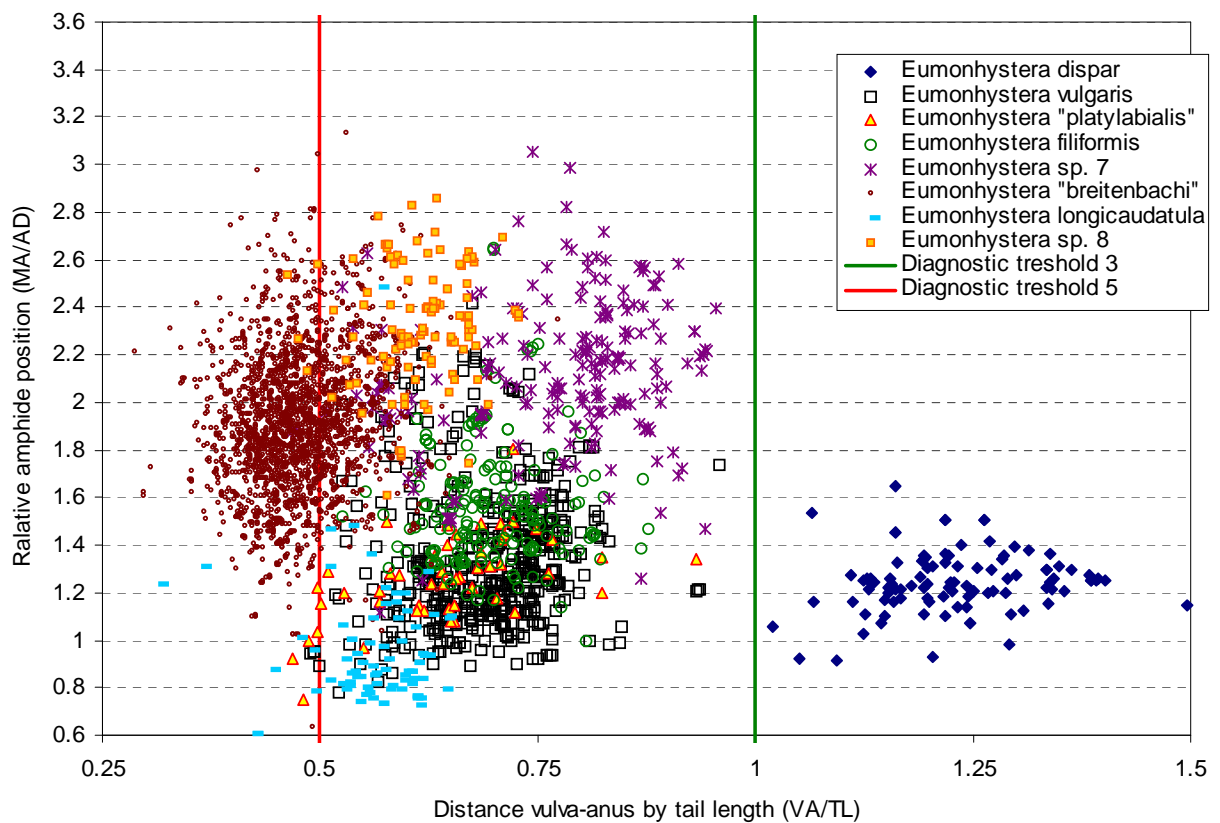
Anschließend wurde versucht, diese neuen Formen, soweit sie nicht beschriebenen Arten zugeordnet werden konnten, zusammen mit den bereits bekannten Arten in einem gemeinsamen Schlüssel zu vereinigen.

Wegen der geringen Unterschiede bei vielen Parametern war dies nur mit einem polytomen Schlüssel zu leisten.

In einem frühen Schritt versucht Andrassy, die von ihm später als *Eumonhystera* abgetrennten kleineren schlanken Formen von *Monhystera* s.str. über Körperlänge (nur qualitativ genutzt: "größer / kleiner") und relativer Amphidenposition abzugrenzen (>1 : *Eumonhystera*, <1 : *Monhystera*). Wie die Abb. 20 zeigt, würde man bei einem Drittel der Individuen der ungünstigerweise auch noch kleinen Art *Monhystera* sp. 6 bei *Eumonhystera* landen, *Monhystera* sp. 4 würde fast vollständig zu *Eumonhystera* verwiesen. Umgekehrt würde der überwiegende Anteil der *Eumonhystera longicaudatula* nach der Amphidenposition *Monhystera* zugeordnet. Jacobs' (1988) Definition nach Kristalloiden ist bei weitem schlüssiger, was das Breitenbachmaterial betrifft, ich habe allerdings nicht geprüft, ob dies bei allen als *Monhystera* s.str. beschriebenen Arten auch zutrifft.

In zwei weiteren Schritten werden von Andrassy nur *M. islandica* und *M. parasimplex* abgegrenzt; die Chance, hier bereits *E. dispar* und ähnliche Arten abzutrennen (mit langer Vulva-Anus-Strecke im Verhältnis zum kurzen Schwanz) wird nicht genutzt (Abb. 21). Weiterhin würde ein Drittel der *E. "breitenbachi"*-Individuen von den anderen getrennt. Es sei allerdings angemerkt, dass Andrassy diese Art nicht bekannt war. Da dies jedoch die häufigste Art im Breitenbachmaterial war, waren alle Bestimmungsversuche mit Andrassys Schlüssel an Breitenbachmaterial zum Scheitern verurteilt.

¹⁰ Ursprünglich hatten alle Punkte nur eine Signatur und Farbe. Für die folgenden Beispieldiagramme wurden die Arten allerdings von vorneherein farblich differenziert, da dies eine Abschätzung der Streuung der Messwerte bei einer Art erlaubt. Weiterhin enthalten die Beispieldiagramme nicht die Datensätze der unbestimmbaren Individuen, auch einige seltene und bei den dargestellten Parametern intermediär liegende Arten wurden nicht dargestellt, da die Übersichtlichkeit darunter stark gelitten hätte.

Abb. 20: Dichotome Differenzierung *Monhystera*: Körperlänge und relative AmphidenpositionAbb. 21: Differenzierung *Eumonhystera*: Vulvastrecke/Schwanzlänge und relative Amphidenposition

In einem späteren Schritt verwendet Andr ssy das Merkmal der L nge der labialen Setae im Vergleich zur Breite der Lippenbasis. Wie in Abb. 22 deutlich zu erkennen, ist dieses Merkmal sehr unscharf, und h tte beim Breitenbach-Material die ohnehin bestehende Verwirrung nur noch vergr  ert.

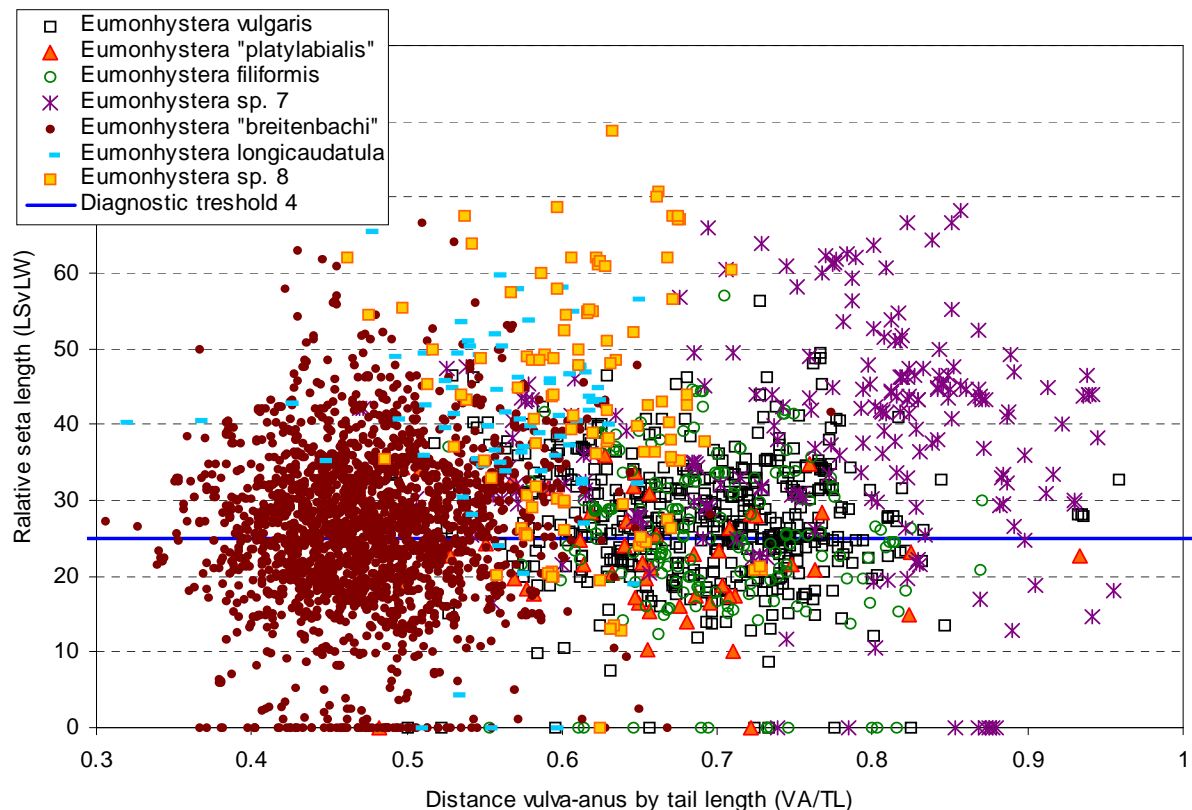
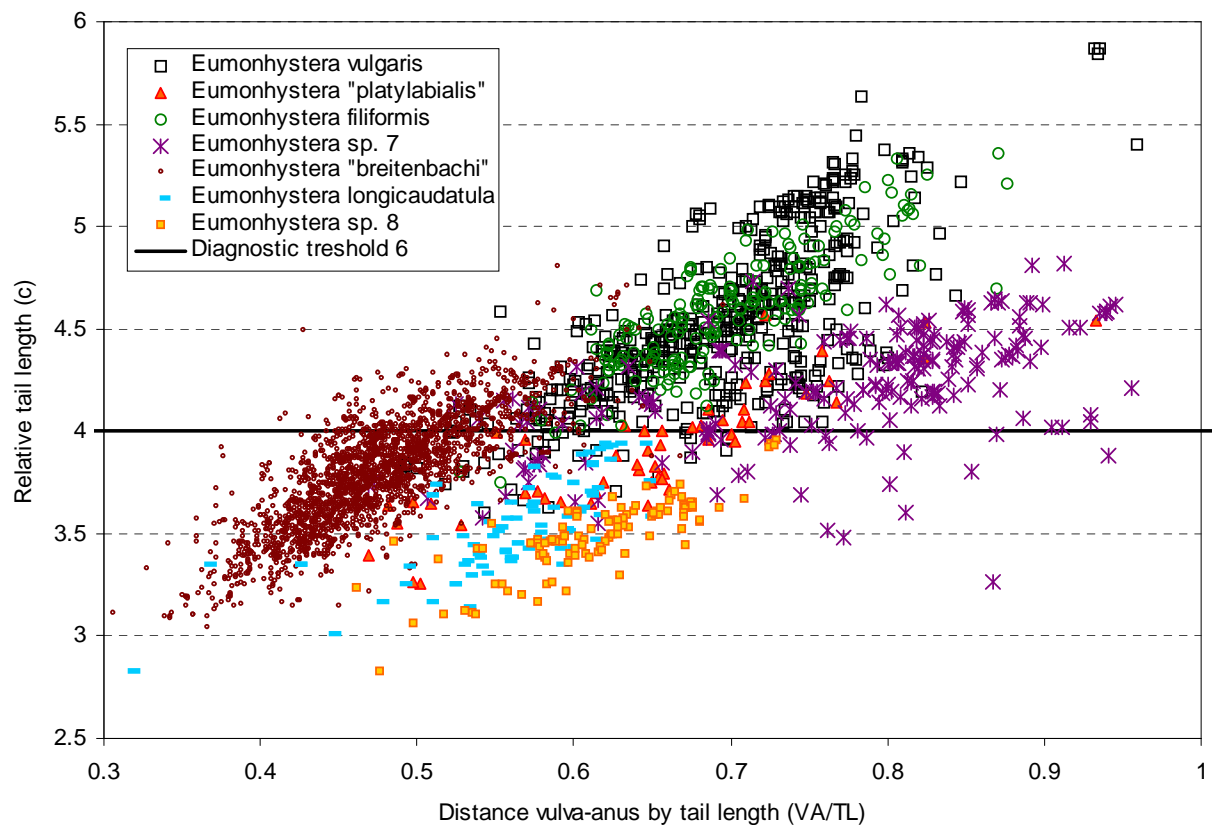
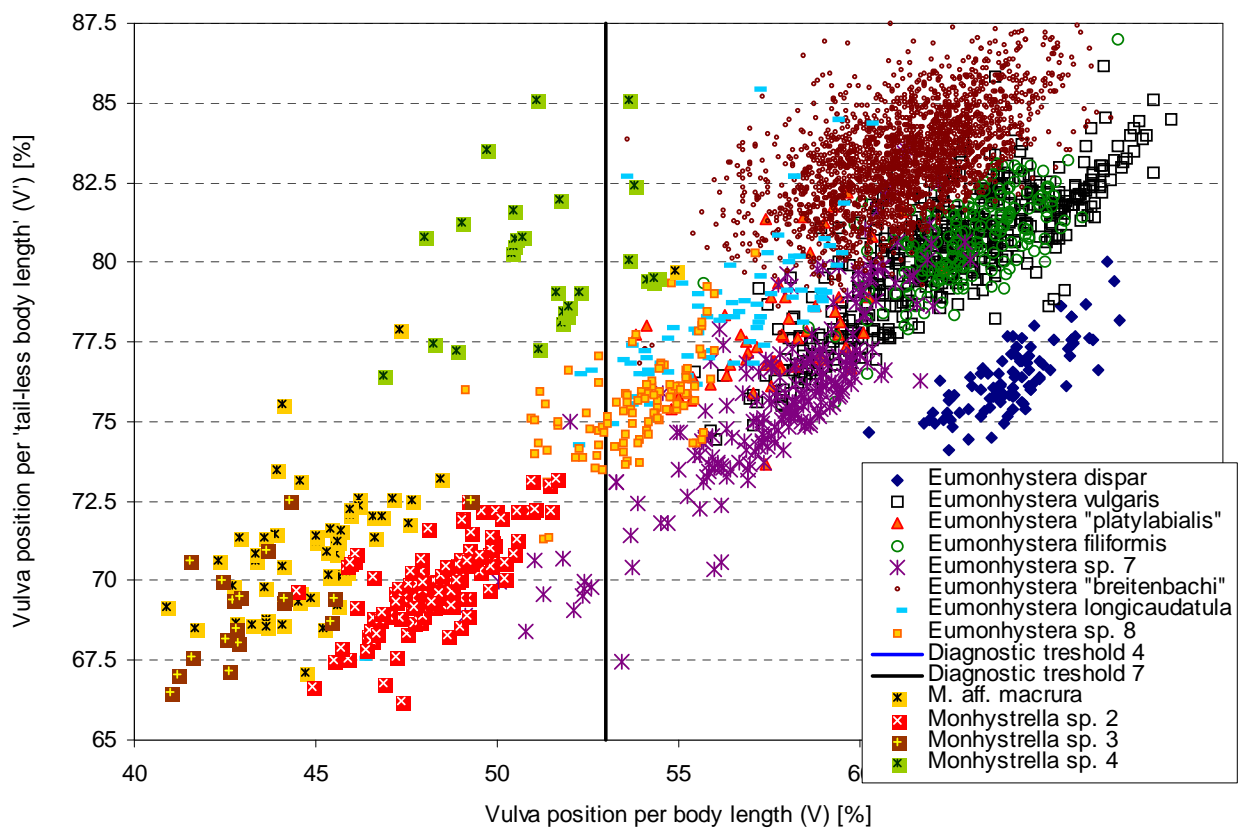


Abb. 22: Differenzierung *Eumonhystera*: Vulvastrecke/Schwanzl nge und relative Labial-Seta-L nge

Bei den folgenden beiden Abbildungen werden Parameter gemeinsam dargestellt, die nicht voneinander unabh ngig sind. Im ersten Fall geht die Schwanzl nge in beide Parameter ein. Dennoch ist das Verh ltnis zwischen der Strecke Vulva-Anus und der Schwanzl nge in der Tat ein wichtiges diagnostisches Merkmal. In Kombination mit der hier auf der Ordinate dargestellten relativen Schwanzl nge "c" lassen sich die verschiedenen Punktwolken, obwohl wegen der Kreuzkorrelation zu schr gen Ellipsen verzerrt, relativ gut voneinander abtrennen (Abb. 23). Das von Andr ssy verwendete Kriterium w rde einen Grossteil der Individuen sinnvoll aufteilen. Allerdings bleiben bei allen Gruppen einzelne Individuen  brig, die nur bei gleichzeitiger Ber cksichtigung anderer Merkmale richtig zugeordnet werden k nnten.

Eumonhystera und *Monhystrella* schlie lich werden von Andr ssy  ber die relative Vulvaposition "V" differenziert, in die die Schwanzl nge eingeht. Da diese jedoch meist variabler ist als die  brigen L ngenparameter, haben andere Autoren bereits vor Jahrzehnten einen Vulvaparameter V' eingef hrt, der die Schwanzl nge nicht verwendet. Wie aus Abb. 24 klar hervorgeht, w re der Parameter "V'" in der Tat besser geeignet als der  ltere Parameter "V" um die Gattungen voneinander zu trennen (mit einem Grenzwert bei etwa 73).

Abb. 23: Differenzierung *Eumonhystera*: Vulvastrecke/Schwanzlänge und relative SchwanzlängeAbb. 24: Differenzierung *Eumonhystera* und *Monhystrella*: Relative Vulvapositionen V und V'.

Wieder würden jedoch einzelne Individuen von den übrigen ihrer Art abgetrennt, solange nicht weitere Parameter gleichzeitig geprüft werden. Dies war nur mit dem polytomen Computerschlüssel bei vertretbarem Zeitaufwand möglich.

5.2.1.3 Ergebnisse mit Hilfe des Computerbestimmungsschlüssels

5951 Individuen, 30% aller der Gattung *Eumonhystera* zugehörigen Individuen waren adult, bei Monhystera 42% und bei Monhystrella wiederum 30%. Die weiblichen Individuen wurden mit verschiedenen Varianten des Bestimmungsmakros mehrfach nachbestimmt und viele nicht bestimmbare Individuen sowie solche, die zunächst anders eingestuft worden waren, nochmals mikroskopisch überprüft. In einigen Fällen konnte ein Fehler bei der Vermessung¹¹ ermittelt werden, die meisten unbestimmbaren Individuen müssen jedoch als aberrant oder als weiteren unbekannten Arten zugehörig eingestuft werden.

Tab. 14: Bestimmungssicherheit - Übereinstimmungsziffern der Computerbestimmung
Auflistung nach Übereinstimmungsgrad (durch das Makro bestimmt)

Übereinstimmungsgrad mit Beschreibung einer Art	Mittelwert Abweichungs- ziffer (Min/Max)	Anzahl (Fälle)
Beste Übereinstimmung:	0,121 (0,001 – 0,322)	5387
Zweitbeste Übereinstimmung:	0,287 (0,028 – 0,643)	2538
Drittbeste Übereinstimmung:	0,274 (0,056 – 0,589)	1141
Vierbeste Übereinstimmung:	0,276 (0,076 – 0,619)	665
Fünftbeste Übereinstimmung:	0,338 (0,157 – 0,570)	302
Nicht bestimmbar	-	562

Wie im Methodenteil erläutert, war die Ergebnisnummer <Compresult> ein Maß für die Übereinstimmung des jeweiligen Individuums mit einer bestimmten vorgegebenen Art („0“ = größtmögliche Übereinstimmung, „1“ = absolute Unvereinbarkeit). Als Ergebnis wurden standardmäßig bis zu 5 am besten passende taxonomische Einheiten ausgegeben¹². Von den 5941 adulten Weibchen, deren Bestimmung mit dem Makro überprüft wurde, blieben zwischen 249 und 1525 Individuen unbestimmbar, je nach Einstellung der Ausschlusskriterien. Bei dem letzten Lauf für den ganzen Datensatz blieben 556 Individuen unbestimmbar, 5387 konnten nach den gesetzten Kriterien mit mindestens einer Art in Übereinstimmung gebracht werden, 2538 Individuen passten in zwei Kategorien. Details des letzten Laufes siehe Tab. 14.

¹¹ Bei den ersten etwa 1500 Individuen musste bei jedem Verstellen des Objektivs die aktuelle Objektivennummer manuell eingegeben. Wurde dies vergessen, waren die Messwerte um einen Faktor von 1,59, 2,5 oder um den jeweiligen Reziprokwert falsch. Die meisten dieser Fehler wurden im weiteren Verlauf der Bearbeitung entdeckt und korrigiert, einzelne Fehler in der endgültigen Version können jedoch nicht ausgeschlossen werden.

¹² Als Beispiel seien die vom Makro ausgegebenen Werte eines Individuums der gut bestimmbaren Art *Eumonhystera dispar* angegeben: Die Übereinstimmungsziffern waren 0,018 (Andrássy); 0,079 (Breitenbach); 0,222 (Traunspurger) und 0,255 (Jacobs). In diesem Beispiel war keine weitere (5.) Art mit den Daten in Übereinstimmung zu bringen. Siehe Diskussion

Von den 2489 (53%) nur einer einzigen taxonomischen Einheit zuzuordnenden Individuen gehörte der überwiegende Teil der Art 218 (*Eumonhystera breitenbachi* n. sp.) an, für die es nur eine taxonomische Einheit gab. In anderen Fällen waren akzeptable Übereinstimmungsziffern für verschiedene Arten zu finden, z.B. waren 588 Individuen der Art *Eumonhystera breitenbachi* n. sp. auch mit Jacobs Beschreibung von *Monhystrella microphthalma* vereinbar und 57 mit *Eumonhystera pseudobulbosa*; und zwar mit den Datensatz aus den im Breitenbach abgegrenzten Individuen, die etwas von Andrássys Beschreibung abwichen. Während die am besten übereinstimmende Art (218) jedoch mit einer mittleren Übereinstimmungsziffer von 0,1699 zuzuordnen war, war die mittlere Übereinstimmungsziffer für die nächstbeste taxonomische Einheit bereits 0,3939 und folgende noch schlechter. Generell zeigte sich eine gute Übereinstimmung (also niedrige Übereinstimmungsziffer) auch für die zweitpassendste Art ausschließlich in den Fällen, in denen Beschreibungen verschiedener Autoren als getrennte taxonomische Matrizen eingebunden waren und zu mehreren möglichen Zuordnungen führen konnten.

Die Ergebnisziffer (als Maß für den Gesamt-Übereinstimmungsgrad) lag bei sicher zuzuordnenden Individuen zwischen 0,05 und 0,25. Für verschiedene Beschreibungen der gleichen Art wurden oft ähnliche (niedrige) Ergebnisziffern ermittelt.

5.2.1.4 Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit

Ingesamt waren nur 5951 vermessene Monhysteriden aus quantitativ isolierten Proben adult (30%), davon 6 adulte Männchen). Dabei gab es morphologisch unverkennbare Arten, bei denen auch kleinere Stadien bestimmbar waren (*E. dispar*, *E. megamphida* n.sp.), bei den allermeisten konnten jedoch nur Adulte zugeordnet werden. Dies erschwerte die vergleichende Analyse der Häufigkeiten der verschiedenen Gruppen, da bei zusammenfassender Darstellung der Abundanzen nach Arten die unverkennbaren Arten überrepräsentiert erscheinen würden. Da auch bei allen juvenilen Individuen die Körperlänge und die Dicke vermessen sowie der Quotient daraus (das Proportionsmaß "a") berechnet wurden, wurde für die Gattung *Eumonhystera* ein kombinierender Versuch der Zuordnung sowohl nach morphometrischen Merkmalen als auch nach Häufigkeiten unternommen. Das Prinzip ist, dass die juvenilen nicht einfach nach Anteilen der Adulten jeder Probe gleichmäßig zugeordnet werden, sondern unter Berücksichtigung ihrer Größe und Proportionen (siehe Diskussion). Bei dieser Zuordnung wurden nur die häufigeren Arten berücksichtigt, und zwar wie folgt:

Alle juvenilen Individuen mit einer Bestimmungsvermutung (z.B. juvenile, die kurz vor der letzten Häutung standen oder aufgrund einzelner Merkmale mit hinreichender Sicherheit zuzuordnen waren (*E. dispar* und *E. megamphida* n.sp.)) wurden der entsprechenden Art zugerechnet.

Die übrigen wurden wie folgt differenziert:

1. Sortierung nach Proportionsmaß a:
2. Aufteilung nach Körperlänge

Individuen mit einem $a > 35$ wurden unter den Arten *Eumonhystera* sp., *E. longicaudatula* und *Monhystrella* sp. 3 in Abhängigkeit von der Körperlänge aufgeteilt, wobei der erwartete Größe des ersten juvenilen Stadiums sowie der Spanne der Größe der Adulten berücksichtigt wurde (Tab. 15):

Tab. 15: Aufteilung der juvenilen Individuen mit einem $a > 35$ (schlanke Arten)

Die Ziffern einer Zeile bezeichnen Anteile bzw. Prozentangaben

Körperlänge der Juvenilen [μm]	<i>Eumonhystera</i> spp.	<i>E. longicaudatula</i>	<i>Monhystrella</i> sp. 3
< 200	1 (50%)		1 (50%)
200-400	1 (14,3%)	2 (28,6%)	4 (57,1%)
400 - 450	1 (20%)	2 (40%)	2 (40%)
450 - 500	1 (14,3%)	4 (57,1%)	2 (28,6%)
> 500	1 (20%)	4 (80%)	

Individuen mit einem $a \leq 35$ wurden unter den Gattungen *Monhystrella* und *Eumonhystera* sowie einzelnen Arten wie in Tab. 16 aufgelistet:

Tab. 16: Aufteilung der juvenilen Individuen mit einem $a \leq 35$ (plumpe und intermediäre Arten)

Die Ziffern einer Zeile bezeichnen Anteile bzw. Prozentangaben

Körperlänge [μm]	<i>Eumonhystera</i> spp.	<i>E. vulgaris</i>	<i>E. filiformis</i>	<i>E. breitenbachii</i> n.sp.	<i>Monhystrella</i> spp.
< 200	7 (87,5%)				1 (12,5%)
200-300	3 (12,5%)			6 (12,5%)	1 (12,5%)
300 - 350	1 (12,5%)	2 (25%)	1 (12,5%)	3 (37,5%)	1 (12,5%)
350 - 400	3 (30%)	5 (50%)	2 (20%)		
400 - 450	2 (28,6%)	3 (42,8%)	2 (28,6%)		
450 - 600	1 (33,3%)		2 (66,7%)		
520 - 600	1 (33,3%)		2 (66,7%)		
> 600	1 (50%)		1 (50%)		

Die Gesamtzahl entsprach dabei etwa den Verhältnissen zwischen den differenzierten Adulten. Wie oben erwähnt, wurde *E. dispar* bei dieser Zuordnung nicht berücksichtigt, weil diese Art schon ab einer Körperlänge von 300 μm (entspricht vermutlich der Eilarve) erkennbar war und beim Bestimmen separiert wurde.

Die so zugeordneten Juvenilen wurden bei der Darstellung der Verteilung ausgewählter Arten in Zeit und Raum sowie beim Versuch der Ermittlung von Generationszahlen berücksichtigt.

Bei *Monhystera* war eine entsprechende Differenzierung nicht möglich, da sich alle Arten sowohl in der Morphologie als auch in der Endgröße nicht deutlich genug voneinander unterscheiden, um die Juvenilen differenzieren zu können.

5.2.1.5 Zuordnung juveniler Tobriliden

Nur zwei Arten der Tobrilidae waren häufig, *Epitobrilus allophysis* und *Semitobrilus pellucidus*. Bei den Juvenilen war die Mundhöhlenstruktur weniger klar als bei den Adulten, und es bestand zunächst große Unsicherheit bei der Zuordnung der Juvenilen. Die Amphidenposition ist bei dieser Familie kein normalerweise verwendetes diagnostisches Merkmal, jedoch war bei den Adulten aufgefallen, dass die Amphiden bei *Epitobrilus allophysis* generell mehr posteriad lagen als bei *Semitobrilus allophysis*. Kleine Juvenilen wiesen jedoch generell weiter hinten liegende Amphiden auf, so dass ein einfacher Grenzwert zwischen beiden Arten nicht zu erwarten war. Dennoch schien es einen Versuch wert, bei allen juvenilen Tobriliden nachträglich die Lippenbreite und Amphidenposition zu vermessen und den Quotienten zu berechnen. Die morphometrischen Ergebnisse sind in Abb. 25 zusammen mit der Körperlänge dargestellt.

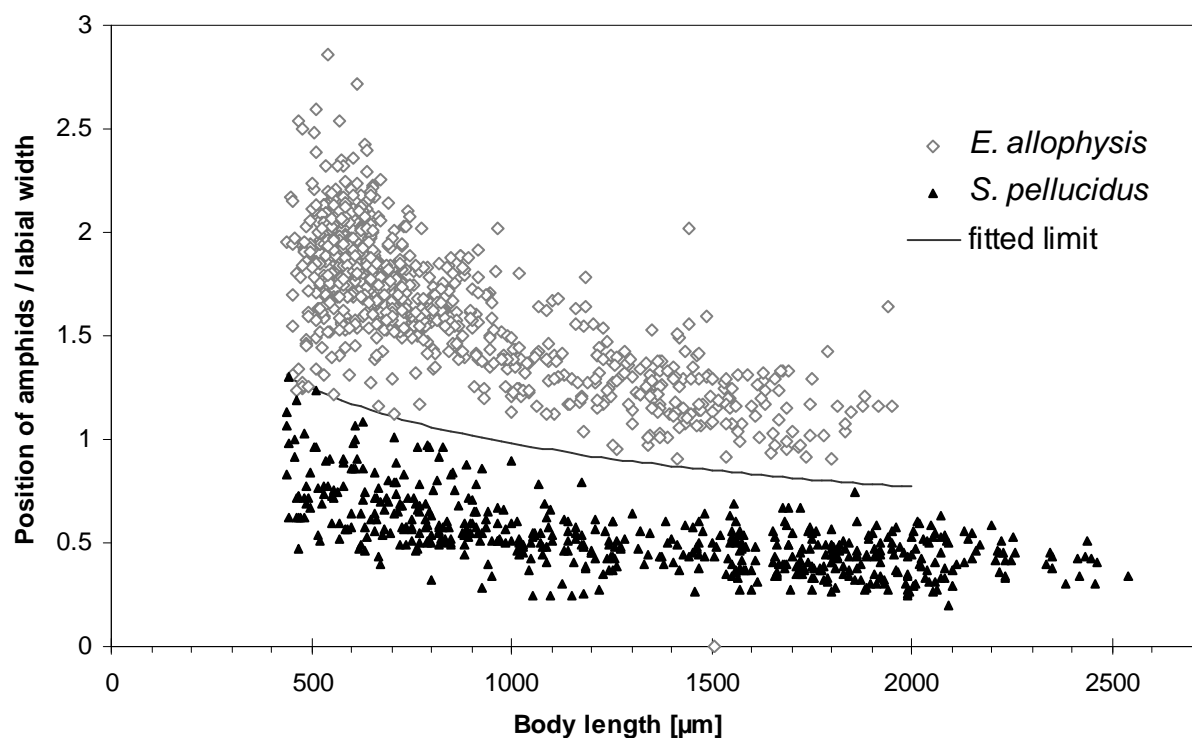


Abb. 25: Morphometrische Differenzierung juveniler Tobriliden (*E. allophysis* und *S. pellucidus*)
Körperlänge auf Abszisse, Amphidenposition im Vergleich zur Labialbreite auf Ordinate dargestellt

Es zeigte sich, dass die Lage der Amphiden bei den kleinsten Juvenilen zwar stärker streute, jedoch bis auf wenige grenzwertige sehr kleine Juvenile eine sichere Trennung der Arten ermöglichte. Die eingezeichnete potentielle Grenzkurve wurde visuell angepasst und folgt der Formel $y = 11 * x^{-0,35}$. Damit konnten in der Datenbank alle Juvenilen einer der beiden Arten zugeordnet werden. Dass in diesem Material einzelne Individuen anderer Tobrilidenarten enthalten sind, die hier fehlzugeordnet werden, kann aufgrund ihrer Seltenheit als für die ökologische Differenzierung unerheblich betrachtet werden.

5.2.2 Morphometrische Charakterisierung ausgewählter Arten

Im folgenden Abschnitt werden die wichtigsten morphometrischen Daten ausgewählter Arten zusammenfassend dargestellt. Ähnliche Daten sind für alle vermessenen Arten vorhanden. Allerdings würde die Darstellung aller taxonomischer Einheiten den Rahmen der Arbeit sprengen. Weiterhin scheint der wissenschaftliche Wert dieser Daten bei niedriger Zahl adulter Individuen eher gering. So wurden von keiner der Dorylaimina Arten mehr als 10 adulte Individuen gefunden, selbst von der häufigsten Art der Mononchina, *Mononchus truncatus* traten nur 18 adulte Weibchen auf, davon 6 gravide, sowie ein einzelnes Männchen. Auch im Fall terrestrischer Ubiquisten wie *Coslenchus costatus*, *Helicotylenchus varicaudatus*, *Lelenchus leptosoma* oder *Aglenchus agricola* schien eine Darstellung der morphometrischen Daten nicht gerechtfertigt.

Die taxonomische Situation der Monhysteriden bedarf am dringendsten einer Klärung, außerdem war dies die ökologisch eindeutig dominierende Gruppe in den Breitenbach-Sedimenten. Daher beschränkt sich die folgende Darstellung morphometrischer Ergebnisse auf die Monhysteridae, Xyalidae und Plectidae.

Bei der Bestimmung der Familie Monhysteridae wurden die Bestimmungsschlüssel von Andrassy 1984a und Jacobs 1988 zugrundegelegt, Details siehe Material und Methoden. Weiterhin wurden berücksichtigt: Andrassy 1981a, 1981c, 1984a, Jacobs 1987, 1992, Jacobs and Heyns 1992, Jacobs et al. 1994, Gagarin 1993 und Brzeski 1993.

5.2.2.1 *Monhysteridae* spp.

Juvenile: n = 26, BL= 121 - 159

Weibchen: n = 59

59 Individuen waren keiner Gattung zuzuordnen, obwohl es sich um Adulte handelte und bei einem Teil die meisten Parameter vermessen werden konnten. Es handelte sich im Wesentlichen um schlecht erhaltene, teilweise unvollständige Individuen. Die Individuen waren zwischen 291 und 692 µm lang.

5.2.2.1.1 *Monhystera* spp.

Juvenile: n = 1779, BL 153 – 816 µm lang

Weibchen: n = 68

68 Individuen waren mit einiger Sicherheit der Gattung *Monhystera* zuzuordnen, aber nicht weiter zu bestimmen, obwohl sie weitgehend vermessen werden konnten. Vermutlich sind darunter auch unbeschriebene Arten, deren geringe Individuenzahl jedoch keine sichere Eingrenzung der Merkmale erlaubte. Weiterhin sind hier eine Reihe schlecht erhaltene, morphologisch aberranter oder unvollständige Individuen eingeordnet, die weder visuell noch morphometrisch eindeutig einer Art zuzuordnen waren. Die Individuen waren zwischen 469 und 929 µm lang.

Ein einziges Männchen der Gattung *Monhystera* wurde beobachtet, es ist schlecht erhalten, scheint rechts und links verschieden lange Spikula zu haben und seine Merkmale stimmten mit keiner bekannten Art überein. Auf eine Darstellung der Details wird hier verzichtet.

Bei der Gattung *Monhystera* wurde generell nicht versucht, Juvenile den nachgewiesenen Arten zuzuordnen. Nur 26 fast adulte Individuen mit sehr weit vorne liegenden Amphiden können mit einiger Sicherheit *P. cf. paludicola* zugeordnet werden. Bei den übrigen Arten fehlen daher Angaben zur Individuenzahl von Juvenilen. Bei der ökologischen Auswertung wurden die Juvenilen entsprechend den Anteilen der Adulten aufgeteilt.

5.2.2.1.2 *Monhystera paludicola*

Juvenile: n = 26

Weibchen: n = 262

Kopf im Mittel 11,7 µm breit (10-13,5), Lippen 3,3 µm hoch (2-4,6) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 3,1 µm lang (2-4,6), was 26,5% der Lippenbreite entspricht (18-38,1).

Amphidenvorderrand im Mittel 5,2 µm vom Vorderende entfernt (3,7-6,3), das ist etwa das 0,44-fache der Lippenbreite (0,31-0,55). Körper in Höhe der Amphiden 12,3 µm breit (11-13,8). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 4,1 µm (3,4-4,9), was 33% (28-40) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 29,5 µm breit (23,5-34,5), das ist das 2,52-fache der Lippenbreite (2,16-2,88). Oesophagus im Mittel 159 µm lang (127-182) und an seiner breitesten Stelle 18,8 µm breit (15,5-21,9), woraus sich eine relative Länge von 8,39 ergibt (7,15-10,06). Cardia scheiben- bis kappenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 27,8 µm (23-29,1). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,65-fache (0,58-0,71) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 342 µm lang (135-441), was 35,4% (16,7-42,2) der Gesamtkörperlänge, 50,9% (21,5-63,7) der Strecke Cardia-Anus und 83% (39-97) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle meist gut sichtbar. Gonade glatt, proximale Zellen einreihig, oft aber auch zwei- bis mehrreihig heranreifend.

Vulva 29,8 µm lang (23-35,2), Vagina 27,8 µm lang (21,2-36,4), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,9 (0,74-1,14). Somatische Setae etwa 4,39 µm lang (2,8-6,06) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa 19 µm lang. Schwanz 179 µm lang (147-213), in Höhe des Anus 19,9 µm breit (16-22,8). Vulva etwa 210 µm vom Anus entfernt (164-254), damit Abstand Vulva-Anus 1,15-mal so lang wie Schwanzlänge (1,02-1,38).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 61 µm lang (37,3-81,3), was einen Anteil von 0,32 an der Schwanzlänge ergibt (0,21-0,42), filiformer Teil des Schwanzes bisweilen schwach dorsad gekrümmt.

<i>Monhystera paludicola</i>	BL	BW	a	B	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	964	32,6	29,2	6,1	5,3	9,0	59,0	73,0	0,630
5%-Quantil	764	25,6	24,8	5,4	4,8	8,0	56,3	70,6	0,339
95%-Quantil	1129	38,9	34,6	6,7	5,9	10,5	62,0	76,0	1,025

Eine häufige und aufgrund folgender Merkmale von anderen *Monhystera*-Arten im Breitenbach gut abgrenzbare Art: Größte Körperlänge und Biomasse, besonders weit vorne liegende Amphiden, Abschnitt Vulva-Anus regelmäßig länger als Schwanz.

Die einzige *Monhystera*-Art des Breitenbaches, bei der die Zuordnung zu einer bekannten Art möglich war. Selbst hier wurden jedoch Abweichungen der Breitenbachpopulation von der Beschreibung festgestellt: So haben die *M. paludicola*-Individuen des Breitenbaches tendenziell längere Schwänze, was sich auf einige Relativparameter auswirkt, z.B. wird c mit 5,5 -7,0 angegeben und V mit 60 – 66% (z.B. Andrassy 1984). Auch wird die Lage der

Amphiden weniger weit vorne angegeben als bei der Breitenbachpopulation beobachtet. Dieser Parameter würde für *Monhystera wangi* sprechen, allerdings müsste diese Art bei bis zu 1500 μm ¹³ Körperlänge einen deutlich schlankeren Kopf mit Lippenbreiten von nur 9 - 10 μm aufweisen. Die ähnlich große Art *Monhystera stagnalis* mit tendenziell ebenfalls weiter vorne liegenden Amphiden passt in anderer Hinsicht nicht, hier müssten die Lippen zwischen 13 und 16 μm breit sein, die Vulvaposition passt nicht, auch wurden nie gravide Weibchen mit weiter entwickelten Embryonen im Uterus beobachtet (*Monhystera stagnalis* soll eine vivipare Art sein). Embryonen fortgeschrittenen Stadiums wurden nur in einigen unabhängig vom adulten Tier gefundenen Eiern beobachtet, die vermutlich *Monhystera* spp. zuzuordnen sind, jedoch nie in Eiern, die sich noch im Weibchen befanden.

5.2.2.1.3 *Monhystera* sp. 2

Weibchen: n = 286

Kopf im Mittel 9,7 μm breit (8,5-11), Lippen 2,9 μm hoch (2-3,9) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 4,8 μm lang (3,3-6), was 48,4% der Lippenbreite entspricht (35,2-61,9).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,2 μm von Vorderende entfernt (6,1-9), das ist etwa das 0,76-fache der Lippenbreite (0,62-0,93). Körper in Höhe der Amphiden 10,3 μm breit (9,3-11,7). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,5 μm (2,9-4), was 34% (28-39) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 15,7 μm breit (13,4-18,3), das ist das 1,59-fache der Lippenbreite (1,41-1,91). Oesophagus im Mittel 128 μm lang (102-152) und an seiner breitesten Stelle 9,9 μm breit (8,7-10,9), woraus sich eine relative Länge von 11,73 ergibt (8,35-13,9). Cardia trapezförmig bis oval.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 14,1 μm (14,1-16,2). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,67-fache (0,61-0,75) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 150 μm lang (87-211), was 21,6% (11,3-29,7) der Gesamtkörperlänge, 40,8% (23,3-51,8) der Strecke Cardia-Anus und 64% (35-83) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt. Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 15,3 μm (12,5-17), Vagina 8,8 μm lang (6,0-10,2), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,51 (0,6-0,71). Somatische Setae etwa 4,34 μm lang (3,59-4,98) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 245 μm lang (195-279), in Höhe des Anus 10,7 μm breit (9-12,7). Vulva etwa 106 μm vom Anus entfernt (87-125), damit Abstand Vulva-Anus 0,44 mal so lang wie Schwanzlänge (0,37-0,53).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 130,2 μm lang (86,1-186,3), was einen Anteil von 0,55 an der Schwanzlänge ergibt (0,4-0,71).

<i>Monhystera</i> sp. 2	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	725	17,1	41,4	5,6	3,0	22,1	52,0	77,0	0,134
5%-Quantil	602	14,0	35,1	5,1	2,7	17,6	48,6	75,4	0,080
95%-Quantil	815	20,8	48,8	6,1	3,3	28,4	54,0	80,0	0,219

¹³ Hier ist der Schlüssel von Andrassy in sich widersprüchlich, da im Bestimmungsteil eine Länge von 0,9 - 1,0 mm angegeben wird, aber in der Zusammenfassung der morphometrischen Parameter 0,9 – 1,5 mm Körperlänge (beide Geschlechter).

Monhystera sp. 2 ist eine deutlich von den Weibchen bekannter Arten differenzierbare Morphospecies unbekannter Identität, deren Breitenbach-Population im Untersuchungsjahr vermutlich keine Männchen hervorbrachte. Es ist eine der schlankeren *Monhystera*-Arten des Breitenbachs und durch eine Reihe von Merkmalen gekennzeichnet, deren auffälligste lange labiale Setae, langer, schlank endender Schwanz, kurze Vagina, kurze Gonade und nur kurze Strecke zwischen Vulva und Anus sind (letzterer weniger als die Hälfte der Schwanzlänge, also VAvTL = 0,44).

5.2.2.1.4 *Monhystera* sp. 3

Weibchen: n = 265

Kopf im Mittel 9,4 µm breit (8,4-10,4), Lippen 3,1 µm hoch (2,4-4,1) und rundlich. Labiale Setae ca. 3,9 µm lang (2,7-4,8), was 41,4% der Lippenbreite entspricht (27,8-52,2).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,5 µm von Vorderende entfernt (6,5-9), das ist etwa das 0,79-fache der Lippenbreite (0,7-0,94). Körper in Höhe der Amphiden 10,2 µm breit (9,3-11,2). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,4 µm (3-3,8), was 33% (27-39) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 18,3 µm breit (16,8-20,2), das ist das 1,96-fache der Lippenbreite (1,76-2,19). Oesophagus im Mittel 134 µm lang (115-152) und an seiner breitesten Stelle 12,1 µm breit (10-13,9), woraus sich eine relative Länge von 11,01 ergibt (8,97-12,91). Cardia trapezförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 17,9 µm (17,9-17,9). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,67-fache (0,57-0,75) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 218 µm lang (166-261), was 29,7% (22,8-33,9) der Gesamtkörperlänge, 54,6% (42,1-61,9) der Strecke Cardia-Anus und 78% (58-88) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt. Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 18,9 µm (17,1-21,5), Vagina 15,2 µm lang (11,7-22,1), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,85 (0,64-1,12). Somatische Setae etwa 4,34 µm lang (0-5,57) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 211 µm lang (189-231), in Höhe des Anus 13,3 µm breit (11,7-14,9). Vulva etwa 125 µm vom Anus entfernt (111-136), damit Abstand Vulva-Anus 0,59 mal so lang wie Schwanzlänge (0,54-0,65).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 86,9 µm lang (53,8-115,9), was einen Anteil von 0,41 an der Schwanzlänge ergibt (0,27-0,55).

<i>Monhystera</i> sp. 3	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	751	20,9	36,2	5,6	3,6	15,7	56,0	77,0	0,205
5%-Quantil	687	18,5	31,9	5,2	3,3	13,9	53,6	75,5	0,152
95%-Quantil	810	23,5	40,4	6,1	3,8	18,6	58,0	80,0	0,274

Monhystera sp. 3 ist eine deutlich von den Weibchen bekannter Arten differenzierbare Morphospecies unbekannter Identität, deren Breitenbach-Population im Untersuchungsjahr vermutlich keine Männchen hervorbrachte. Es ist eine der schwer unterscheidbaren Arten ohne auffällige Merkmale, bei der sich die Artzugehörigkeit nur aus der Kombination mehrerer Merkmale ergibt. Von *Monhystera* sp. 2 unterscheidet sie sich durch etwas plumpere Körperform a, die Relativparameter c und c' und einen anderen VAvTL (Vulva-Anus - Abstand 0,59 * so lang wie Schwanz).

5.2.2.1.5 *Monhystera* sp. 4

Weibchen: n = 123

Kopf im Mittel 11,8 µm breit (10,8-13), Lippen 3,7 µm hoch (3,1-5,2) und rundlich. Labiale Setae ca. 4,3 µm lang (3,2-5,4), was 36,2% der Lippenbreite entspricht (27,2-46,2).

Amphidenvorderrand im Mittel 13,4 µm von Vorderende entfernt (11,6-15,3), das ist etwa das 1,12-fache der Lippenbreite (0,97-1,29). Körper in Höhe der Amphiden 13,6 µm breit (12,4-14,8). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,9 µm (3,3-4,5), was 28% (24-32) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 23,1 µm breit (21,5-26,4), das ist das 1,91-fache der Lippenbreite (1,76-2,18). Oesophagus im Mittel 171 µm lang (152-188) und an seiner breitesten Stelle 14,3 µm breit (12,6-15,8), woraus sich eine relative Länge von 12,11 ergibt (10,47-13,09). Cardia trapezförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 21,3 µm (21,3-21,3). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,61-fache (0,58-0,68) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 302 µm lang (212-358), was 36,3% (30,2-40,7) der Gesamtkörperlänge, 59,4% (46,1-68,9) der Strecke Cardia-Anus und 89% (75-97) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt. Gonade glatt, proximale Zellen einreihig, manchmal zwei- bis mehrreihig heranreifend.

Körperbreite in Höhe der Vulva 23,1 µm (20,4-25,4), Vagina 16 µm lang (11,5-23,9), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,69 (0,45-1,02). Somatische Setae etwa 5,29 µm lang (2,48-6,47) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 168 µm lang (147-184), in Höhe des Anus 16 µm breit (13,8-18,3). Vulva etwa 144 µm vom Anus entfernt (119-164), damit Abstand Vulva-Anus 0,86 mal so lang wie Schwanzlänge (0,77-0,96).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 58,1 µm lang (40,6-78,9), was einen Anteil von 0,36 an der Schwanzlänge ergibt (0,26-0,45).

<i>Monhystera</i> sp. 4	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	818	25,6	31,8	4,8	4,9	10,4	62,0	78,0	0,339
5%-Quantil	693	21,5	28,6	4,4	4,6	9,5	59,8	75,7	0,204
95%-Quantil	912	30,0	35,7	5,1	5,2	11,6	64,0	80,0	0,536

Monhystera sp. 4 ist eine deutlich von den Weibchen bekannter Arten differenzierbare Morphospecies unbekannter Identität, deren Breitenbach-Population im Untersuchungsjahr vermutlich keine Männchen hervorbrachte. Es ist eine der schwer unterscheidbaren Arten ohne besonders auffällige Merkmale, die durch große Körperlänge, vergleichsweise kleine und weit hinten liegende Amphiden, absolut wie relativ große Gonade, kurze Vagina und dickes Schwanzende gekennzeichnet ist.

5.2.2.1.6 *Monhystera* sp. 5

Weibchen: n = 6

Kopf im Mittel 9,8 µm breit (9,3-10,1). Labiale Setae ca. 2,8 µm lang (2,6-4,7), was 27,8% der Lippenbreite entspricht (27,5-48,1).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,4 µm von Vorderende entfernt (6,9-10), das ist etwa das 0,73-fache der Lippenbreite (0,73-1,03). Körper in Höhe der Amphiden 10,1 µm breit (9,5-12). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,6 µm (3,5-3,8), was 38% (30-38) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 15,7 µm breit (14,6-19,4), das ist das 1,56-fache der Lippenbreite (1,55-2). Oesophagus im Mittel 139 µm lang (130-179). Cardia trapezförmig.

Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 80 µm lang (75-210), was 10,3% (10,3-22,5) der Gesamtkörperlänge, 23,1% (23-43,4) der Strecke Cardia-Anus und 32% (31-68) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt. Gonade glatt, proximale Zellen einreihig.

Schwanz 295 µm lang (275-307), in Höhe des Anus 10,4 µm breit (9,7-12,9). Vulva etwa 93 µm vom Anus entfernt (87-140), damit Abstand Vulva-Anus 0,32 mal so lang wie Schwanzlänge (0,32-0,46).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 164,8 µm lang (154,8-207,1), was einen Anteil von 0,56 an der Schwanzlänge ergibt (0,56-0,68).

<i>Monhystera</i> sp. 5	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	783	15,9	49,2	5,6	2,7	28,3	50,0	80,0	0,123
5%-Quantil	732	14,9	47,3	5,2	2,6	23,8	50,0	77,9	0,101
95%-Quantil	933	19,7	49,4	5,6	3,0	28,4	52,0	81,0	0,227

Diese seltene Gruppe war die schlankste unter den *Monhystera*-Formen des Breitenbaches. Es bleibt abzuwarten, ob es sich tatsächlich um eine eindeutig abgrenzbare Morphospecies handelt.

5.2.2.1.7 *Monhystera* sp. 6

Weibchen: n = 201

Kopf im Mittel 10,1 µm breit (8,9-11,3), Lippen 3,5 µm hoch (2,6-4,7) und rundlich. Labiale Setae ca. 4 µm lang (2,8-5,1), was 39,3% der Lippenbreite entspricht (28-48).

Amphidenvorderrand im Mittel 9,3 µm von Vorderende entfernt (7,5-11,6), das ist etwa das 0,94-fache der Lippenbreite (0,74-1,19). Körper in Höhe der Amphiden 11,7 µm breit (10,5-12,9). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,3 µm (2,9-3,9), was 28% (24-33) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 18,9 µm breit (16,9-20,9), das ist das 1,86-fache der Lippenbreite (1,69-2,15). Oesophagus im Mittel 144 µm lang (118-166) und an seiner breitesten Stelle 12 µm breit (10,4-14,7), woraus sich eine relative Länge von 11,51 ergibt (9,22-14,13). Cardia oval bis trapezförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 18,3 µm (15,3-19,6). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,66-fache (0,58-0,77) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 150 µm lang (100-201), was 24,8% (17,9-32,8) der Gesamtkörperlänge, 45,1% (33,7-57,1) der Strecke Cardia-Anus und 62% (44-77) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle meist nicht sichtbar, Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig, manchmal zweireihig heranreifend.

Körperbreite in Höhe der Vulva 18,3 µm (15,7-21,1), Vagina 11,2 µm lang (8,5-14,2), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,67 (0,49-0,83). Somatische Setae etwa 4,56 µm lang (2,17-6,22) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 132 µm lang (115-150), in Höhe des Anus 13,1 µm breit (11,4-14,8). Vulva etwa 76 µm vom Anus entfernt (64-85), damit Abstand Vulva-Anus 0,57 mal so lang wie Schwanzlänge (0,51-0,64).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 50 µm lang (33-63,8), was einen Anteil von 0,38 an der Schwanzlänge ergibt (0,27-0,46), filiformer Teil des Schwanzes bisweilen schwach dorsad gekrümmt.

<i>Monhystera</i> sp. 6	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	593	21,5	27,4	4,1	4,5	10,2	65,0	84,0	0,171
5%-Quantil	510	17,9	23,6	3,8	4,0	8,5	62,4	81,9	0,106
95%-Quantil	667	24,7	32,9	4,5	4,9	12,2	68,0	87,0	0,240

Monhystera sp. 6 ist eine deutlich von den Weibchen bekannter Arten differenzierbare Morphospecies unbekannter Identität, deren Breitenbach-Population im Untersuchungsjahr vermutlich keine Männchen hervorbrachte. Sie ist die kleinste und kurzschwänzigste der *Monhystera*-Arten des Breitenbachs und durch eine Reihe von Merkmalen gekennzeichnet, deren auffälligste der im Verhältnis zur Körperlänge lange Oesophagus sowie kurzer Abstand zwischen Vulva und Anus sind.

Auf der folgenden Übersichtstabelle sind die wesentlichen morphometrischen Merkmale der sechs im Breitenbach differenzierten *Monhystera*-Arten den von Andrassy (1984) in seinen Bestimmungsschlüssel übernommenen Arten gegenübergestellt, wie sie auch in den elektronischen Bestimmungsschlüssel als Matrizendatensätze aufgenommen wurden. Die Auswahl der in Tab. 17 aufgenommenen Arten ist bis zu einem gewissen Grad willkürlich: Es wurden solche limnischen Arten dargestellt, die gewisse Übereinstimmungen in morphologischer oder ökologischer Hinsicht mit dem Breitenbachmaterial hatten. Ebenso hätte man auch die limnischen Vertreter aus Jacobs 1988 darstellen können. (Allerdings enthält Jacobs' Studie noch mehr Widersprüchlichkeiten, und es handelt sich bei Jacobs 1988 um eine in holländischer Sprache abgefasste "graue Veröffentlichung"). Eine Vereinigung der Datensätze beider Autoren war nach Aktenlage nicht möglich, sondern es hätte einer Sichtung des Typenmaterials bedurft (soweit dies überhaupt noch vorhanden ist).

Tab. 17: (folgende Seite:) *Monhystera* spp. - Übersicht der wichtigsten morphometrischen Merkmale
Links die 6 Arten, die im Breitenbach differenziert wurden, rechts von Andrassy (1984) aufgelistete Arten zum Vergleich (nur Daten der Weibchen)

Autor / Ort Art / Parameter	<i>Monhystera</i> - Arten des Breitenbachs						<i>Monhystera</i> nach Andr�ssy (1984)								
	<i>M. paludi- cola</i>	<i>M. sp. 2</i>	<i>M. sp. 3</i>	<i>M. sp. 4</i>	<i>M. sp. 5</i>	<i>M. sp. 6</i>	<i>M. stagnalis</i>	<i>M. uncispiculat</i>	<i>M. paludicola</i>	<i>M. lemani</i> (Mongol.)	<i>M. lemani</i>	<i>M. africana</i>	<i>M. gabaza</i>	<i>M. para- macramphis</i>	<i>M. wangi</i>
BL	764-1129	602-815	687-810	693-912	732-933	510-667	850-	940-	900-	900-	900-	1000-	700-	500-700	900-
BW	25,6-38,9	14-20,8	18,5-23,5	21,5-30	14,9-19,7	17,9-24,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
OeL	127-182	102-152	115-152	152-188	130-179	118-166	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VP	440-674	305-428	381-458	436-568	367-490	326-445	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vad	164-254	87-125	111-136	119-164	87-140	64-85	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TL	147-213	195-279	189-231	147-184	275-307	115-150	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TW	16-22,8	9-12,7	11,7-14,9	13,8-18,3	9,7-12,9	11,4-14,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LS	2-4,6	3,3-6	2,7-4,8	3,2-5,4	2,6-4,7	2,8-5,1	2-3	-	-	5-6	5-6	3-5	1,8-2,2	-	-
LSvLW	18-38,1	35,2-61,9	27,8-52,2	27,2-46,2	27,5-48,1	28-48	12,5-20	30,3- --	25-30	25-33,3	25-33,3	-	-	22,7- --	30,3- --
LH	2-4,6	2-3,9	2,4-4,1	3,1-5,2		2,6-4,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LW	10-13,5	8,5-11	8,4-10,4	10,8-13	9,3-10,1	8,9-11,3	13-16	-	12-13	18-22	18-22	-	-	-	9-10
Mad	3,7-6,3	6,1-9	6,5-9	11,6-15,3	6,9-10	7,5-11,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AD	3,4-4,9	2,9-4	3-3,8	3,3-4,5	3,5-3,8	2,9-3,9	-	-	-	-	-	-	3-3,5	-	-
AW	11-13,8	9,3-11,7	9,3-11,2	12,4-14,8	9,5-12	10,5-12,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ADvAW	0,28-0,4	0,28-0,39	0,27-0,39	0,24-0,32	0,3-0,38	0,24-0,33	0,3-0,5	0,3-0,37	0,3-0,37	0,2-0,25	0,2-0,25	-	-	0,2-0,3	0,4-0,5
MAvLW	0,31-0,55	0,62-0,93	0,7-0,94	0,97-1,29	0,73-1,03	0,74-1,19	0,5-0,9	0,8-1	0,7-1	0,91-1,1	0,91-1,1	2,5-5	-	0,5-0,6	0,5-0,7
ffpT	37,3-81,3	86,1-186,3	53,8-115,9	40,6-78,9	155-207	33-63,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ffpTvTL	0,21-0,42	0,4-0,71	0,27-0,55	0,26-0,45	0,56-0,68	0,27-0,46	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3-0,4
VW	23-35,2	12,5-17	17,1-21,5	20,4-25,4		15,7-21,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VL	21,2-36,4	6,0-10,2	11,7-22,1	11,5-23,9		8,5-14,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoL	135-441	87-211	166-261	212-358	75-210	100-201	-	-	-	-	-	-	-	-	-
V	56,3-62	48,6-54	53,6-58	59,8-64	50-52	62,4-68	65-75	64-65	60-66	66-70	66-70	58-63	60-64	61-63	54-62
Vs	70,6-76	75,4-80	75,5-80	75,7-80	77,9-81	81,9-87	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VLvVW	0,74-1,14	0,6-0,71	0,64-1,12	0,45-1,02		0,49-0,83	-	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoLvBL	16,7-42,2	11,3-29,7	22,8-33,9	30,2-40,7	10,3-22,5	17,9-32,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CVd	305-493	198-281	256-310	274-386	237-310	200-279	-	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoLvCVd	0,39-0,97	0,35-0,83	0,58-0,88	0,75-0,97	0,31-0,68	0,44-0,77	-	-	0,7-1	-	-	-	-	-	-
Cad	461-756	285-416	371-440	389-526	328-435	262-356	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GovCAAd	21,5-63,7	23,3-51,8	42,1-61,9	46,1-68,9	23-43,4	33,7-57,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VAvTL	1,02-1,38	0,37-0,53	0,54-0,65	0,77-0,96	0,32-0,46	0,51-0,64	0,7-1,2	1,14- --	1,2-1,4	1-1,5	1-1,5	1,14- --	-	1,4-1,6	1,2-1,3
EggL	44,8-62,7	44,3-59,7	43,7-66,5	48,2-70,2	37,9-55,2	36,9-56,6	-	-	45-50	38-57	38-57	60-62	-	-	-
EggW	20-27,6	13,1-18,5	14,7-20,2	18,4-24,4	12,3-17,3	13,6-21,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Egga	1,81-2,64	2,53-4,42	2,32-4,28	2,08-3,66	3,06-3,2	2,23-3,67	-	-	-	1,3-1,9	1,3-1,9	1,6-1,8	-	-	-
a	24,8-34,6	35,1-48,8	31,9-40,4	28,6-35,7	47,3-49,4	23,6-32,9	16-27	24-26	27-35	19-30	19-30	25-38	20-30	27-32	23-38
b	5,4-6,7	5,1-6,1	5,2-6,1	4,4-5,1	5,2-5,6	3,8-4,5	5,7-8,1	5,4-5,6	5,5-5,6	4,4-6,1	4,4-6,1	5,9-7,2	5,5-6,6	5-6	5-7
c	4,8-5,9	2,7-3,3	3,3-3,8	4,6-5,2	2,6-3	4-4,9	5,3-6,4	6,2-6,4	5,5-7	6-8,3	6-8,3	4,5-6,5	4,9-6,3	6,3-6,6	5-6,6
cs	8-10,5	17,6-28,4	13,9-18,6	9,5-11,6	23,8-28,4	8,5-12,2	6-9	6,7-7,4	7-9	5-7	5-7	10-14	7-9	5,7-6,3	5-8
Viviparie	ovipar	ovipar	ovipar	ovipar	ovipar	ovipar	ovovivipar	ovipar (?)	ovipar	ovipar (?)	ovipar (?)	ovipar (?)	ovipar (?)	ovipar (?)	ovipar (?)

5.2.2.1.8 *Monhystrella* spp.

Juvenile: n = 624, BL= 166 -348 µm lang

Weibchen: n = 104

102 Individuen waren nach Andrassy der Gattung *Monhystrella* zuzuordnen, aber nicht weiter zu bestimmen, obwohl sie weitgehend vermessen werden konnten. Wieder kann nicht ausgeschlossen werden, dass darunter unbeschriebene Arten sind, deren Erhaltungszustand und geringe Individuenzahl keine sichere Eingrenzung der Merkmale erlaubte. Weiterhin sind hier schlecht erhaltene oder unvollständige Individuen eingeordnet, die weder visuell noch morphometrisch eindeutig einer Art zuzuordnen waren. Die Individuen waren zwischen 366 und 547 µm lang.

Die Differenzierung von *Eumonhystera* und *Monhystrella* ist problematisch, da bei dem fixierten Material die meisten für *Monhystrella* angegebenen morphologischen Besonderheiten des Vorderendes nicht erkennbar sind: Bei *Eumonhystera* ist die vordere Mundkammer hinter dem buccalen Ring trichterförmig verjüngt, bei *Monhystrella* soll dieselbe eher parallelwandig bis gestreckt trichterförmig und stärker sklerotisiert sein, weiterhin seien bei *Monhystrella* labiale Papillen eingetieft in becherförmigen Vorwölbungen der Lippenkutikula lokalisiert, und es seien keine perioralen Plättchen vorhanden, die bei *Eumonhystera* zu finden seien, vgl. Jacobs (1988). Bis auf das erste Merkmal waren diese Parameter beim präparierten Material auch mit Interferenzkontrast nicht erkennbar. Die Differenzierung erfolgte nur anhand folgender Merkmale: Vulva mittelständig, Gonade sehr kurz, Ösophagus hinten bulbosartig erweitert, Kutikula borstenlos (letzteres wird von Jacobs nicht bestätigt) und Amphiden eher weit hinten liegend. Zusätzlich wird ein sehr langes Schwanzendröhrchen angegeben, dieses war bei dem vorliegenden fixierten Material und den sehr fein ausgezogenen Schwanzenden praktisch nie erkennbar.

5.2.2.1.9 *Monhystrella* aff. *macrura* (=sp. 1)

Weibchen: n = 54

Kopf im Mittel 4,1 µm breit (3,7-5,2), Lippen 1,7 µm hoch (1,5-2) und hoch gewölbt. Labiale Setae schlecht erkennbar, Messungen ungenau, ca. 0,8 µm lang (0,4-1,7), was 20% der Lippenbreite entspricht (11,7-44,4).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,7 µm von Vorderende entfernt (6,3-8,8), das ist etwa das 1,85-fache der Lippenbreite (1,36-2,23). Körper in Höhe der Amphiden 6,7 µm breit (6,2-7,8). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,1 µm (1,6-2,7), was 32% (24-38) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 11,4 µm breit (10,7-12,2), das ist das 2,84-fache der Lippenbreite (2,49-3). Oesophagus im Mittel 67 µm lang (61-77) und an seiner breitesten Stelle 8,7 µm breit (7,6-9,7), woraus sich eine relative Länge von 7,37 ergibt (5,8-7,64). Cardia oval.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 10,6 µm (10,6-10,6). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,78-fache (0,72-0,81) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 61 µm lang (50-76), was 15,8% (14,4-19,9) der Gesamtkörperlänge, 34,5% (31,3-42,4) der Strecke Cardia-Anus und 58% (53-69) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle meist nicht erkennbar, Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 11,6 µm (11,2-12,1), Vagina 6,6 µm lang (5,8-8,1), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,57 (0,44-0,71). Somatische Setae meist nicht erkennbar, bei einzelnen Individuen jedoch bis 1,47 µm lang.

Schwanz 140 µm lang (120-160), in Höhe des Anus 8,6 µm breit (7,8-9,5). Vulva etwa 71 µm vom Anus entfernt (66-78), damit Abstand Vulva-Anus 0,51 mal so lang wie Schwanzlänge (0,45-0,6).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 80,7 µm lang (43,5-105,8), was einen Anteil von 0,58 an der Schwanzlänge ergibt (0,34-0,69), filiformer Teil des Schwanzes öfter schwach, selten deutlich dorsad gekrümmt.

<i>Monhystrella aff. macrura</i> (= sp. 1)	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	379	12,9	29,5	5,5	2,8	15,9	45,0	71,0	0,039
5%-Quantil	351	11,3	26,5	5,1	2,5	13,3	42,6	68,5	0,030
95%-Quantil	423	14,2	33,8	6,2	3,0	19,5	48,0	74,0	0,051

Monhystrella aff. macrura ist eine kleine Form mit starken Übereinstimmungen mit *Monhystrella macrura*. Nach den Beschreibungen von Andrassy (1984) und Jacobs (1988) müsste die Art aber um die Hälfte größer sein als die im Breitenbach vorgefundenen Individuen. Außerdem sind die Breitenbachindividuen etwas plumper, kurzschwänziger und die Amphiden liegen deutlich weiter vorne als von Andrassy angegeben. Möglicherweise handelt es sich nur um eine kleinwüchsige Form der beschriebenen Art.

5.2.2.1.10 *Monhystrella sp. 2*

Weibchen: n = 109

Kopf im Mittel 4,3 µm breit (3,8-5,2), Lippen 1,6 µm hoch (0,9-2,2) und rundlich. Labiale Setae schlecht erkennbar, Messungen sehr ungenau, ca. 1,1 µm lang (0,5-2,2), was 25,4% der Lippenbreite entspricht (11,7-46,6).

Amphidenvorderrand im Mittel 8,7 µm von Vorderende entfernt (7,4-10,4), das ist etwa das 2,02-fache der Lippenbreite (1,51-2,47). Körper in Höhe der Amphiden 7 µm breit (6,3-7,7). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,3 µm (1,8-2,6), was 33% (27-39) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 12,3 µm breit (11,4-13,2), das ist das 2,9-fache der Lippenbreite (2,25-3,34). Oesophagus im Mittel 74 µm lang (63-84) und an seiner breitesten Stelle 8,3 µm breit (7,1-9,5), woraus sich eine relative Länge von 9,26 ergibt (7,5-10,34). Cardia oval bis scheibenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 10,9 µm (1,1-12,5). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,67-fache (0,58-0,77) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 74 µm lang (54-92), was 18,6% (15,3-23,6) der Gesamtkörperlänge, 36,7% (31,4-43,6) der Strecke Cardia-Anus und 63% (53-77) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle meist nicht erkennbar, Gonade glatt oder buckelig, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 13,4 µm (12,5-14,8), Vagina 7,5 µm lang (5,8-9,4), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,55 (0,44-0,69). Somatische Setae waren nicht erkennbar.

Schwanz 121 µm lang (107-133), in Höhe des Anus 9,9 µm breit (8,9-11). Vulva etwa 81 µm vom Anus entfernt (71-90), damit Abstand Vulva-Anus 0,68 mal so lang wie Schwanzlänge (0,59-0,74).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 59,7 µm lang (42,9-81,3), was einen Anteil von 0,51 an der Schwanzlänge ergibt (0,35-0,62), filiformer Teil des Schwanzes manchmal dorsad gekrümmt.

<i>Monhystrella</i> sp. 2	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μ g]
Median	391	14,0	28,0	5,3	3,3	12,2	48,0	70,0	0,047
5%-Quantil	349	11,6	24,8	4,9	3,0	10,9	45,9	67,7	0,030
95%-Quantil	431	15,9	32,4	5,7	3,5	14,1	51,0	72,0	0,065

Monhystrella sp. 2 ist eine kleine Form mit weniger weit vorne liegender Vulva und kürzerem Schwanz und mit starken morphologischen Übereinstimmungen mit *Monhystrella microphthalma*. Diese bereits von Allgén 1880 beschriebene und von Jacobs (1988) der Gattung *Monhystrella* zugeordnete Art wurde sowohl aus Meer und Brackwasser (Nord-, Ostsee) als auch aus Süßwasserhabitaten gemeldet. Andrassy hält sie für eine marine Art und führt sie in seinem Schlüssel für terrestrische und limnische Arten nicht auf. Die von Jacobs (1988) angegebenen Spannen sind allerdings sehr weit, was für ein Artengemisch spricht. Die Breitenbachindividuen sind etwas plumper und ihre Vulvaposition liegt um den unteren Bereich der für *Monhystrella microphthalma* angegebenen Spanne. Ich bin mir über die Identität der Art nicht sicher.

5.2.2.1.11 *Monhystrella* sp. 3

Weibchen: n = 35

Kopf im Mittel 4,7 μ m breit (3,9-5,4), Lippen 1,8 μ m hoch (1,3-2) und rundlich. Labiale Setae schlecht erkennbar, Messungen sehr ungenau, 1,1 μ m lang (0,4-2,3), was 23,4% der Lippenbreite entspricht (9,5-45,9).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,6 μ m von Vorderende entfernt (6,1-9,7), das ist etwa das 1,65-fache der Lippenbreite (1,38-2,11). Körper in Höhe der Amphiden 7 μ m breit (6,6-7,7). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,3 μ m (1,6-2,8), was 33% (24-37) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 11,9 μ m breit (10,5-15,3), das ist das 2,5-fache der Lippenbreite (2,03-3,33). Oesophagus im Mittel 86 μ m lang (60-98) und an seiner breitesten Stelle 8,9 μ m breit (8,9-9,1), woraus sich eine relative Länge von 10,37 ergibt (8,27-10,63). Cardia oval bis scheibenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 11,2 μ m (11,2-11,2). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,73-fache (0,71-0,77) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 73 μ m lang (60-82), was 14,4% (12,1-19,8) der Gesamtkörperlänge, 34% (29,1-49,3) der Strecke Cardia-Anus und 59% (51-69) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt, Gonade glatt oder buckelig, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 13,7 μ m (13,1-17,8), Vagina 7 μ m lang (5,5-11), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,53 (0,4-0,88). Somatische Setae etwa 1,48 μ m lang (1,44-1,61) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa μ m lang. Schwanz 194 μ m lang (167-233), in Höhe des Anus 9,5 μ m breit (7,6-10,4). Vulva etwa 97 μ m vom Anus entfernt (75-102), damit Abstand Vulva-Anus 0,48 mal so lang wie Schwanzlänge (0,42-0,57).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 135,5 μ m lang (101,1-192,3), was einen Anteil von 0,7 an der Schwanzlänge ergibt (0,54-0,83), filiformer Teil des Schwanzes manchmal dorsad gekrümmt.

Eier auffällig schlank, 3,6-4,62 * so lang wie breit.

<i>Monhystrella</i> sp. 3	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	Biomass' µg
Median	506	13,6	36,7	5,8	2,6	21,1	42,0	68,0	0,059
5%-Quantil	412	11,4	32,3	5,3	2,3	17,7	38,8	66,6	0,033
95%-Quantil	542	16,0	40,4	7,3	2,9	28,0	45,0	71,0	0,084

Diese erst nach Abschluss der Bestimmungsarbeiten aufgrund einer Diskontinuität von *Monhystrella* sp. 4 abgegrenzte Art hat mit derselben bei fast allen untersuchten Parametern überlappende Bereiche, lediglich die Vulvapositionen unterscheiden sich deutlich. Dabei liegen die Punktwolken von *Monhystrella* sp. 3 dichter zusammen, und geben ein homogeneres Bild ab als bei *Monhystrella* sp. 4, die in der Hinsicht deutlich variabler zu sein scheint.

Beide Formen haben auffällig schlanke Eier. *Monhystrella* sp. 3 weist eine sehr weit vorne liegende Vulva auf, wie sie sonst nur für *Monhystrella plectoides* beschreiben ist. Von dieser unterscheidet sie sich jedoch vor allem durch den im Verhältnis zur Schwanzlänge noch kürzeren Abstand zwischen Vulva und Anus.

5.2.2.1.12 *Monhystrella* sp. 4

Weibchen: n = 38

Kopf im Mittel 7,4µm breit (5,3-9,9), Lippen 2,4µm hoch (2-3,4) und rundlich. Labiale Setae ca. 2,1µm lang (0,9-3,7), was 29,8% der Lippenbreite entspricht (19,2-39,1).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,2µm von Vorderende entfernt (5,5-11,6), das ist etwa das 1,09-fache der Lippenbreite (0,63-1,73). Körper in Höhe der Amphiden 9,4µm breit (7,5-10,5). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,8µm (2,1-3,7), was 29% (26-39) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 13,6µm breit (12,9-15,3), das ist das 1,89-fache der Lippenbreite (1,5-2). Oesophagus im Mittel 93µm lang (73-116) und an seiner breitesten Stelle 10µm breit (10-10), woraus sich eine relative Länge von 11,41 ergibt (11,41-11,41). Cardia oval- bis trapezförmig.

Körperdurchmesser auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus nicht vermessen. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 83µm lang (72-140), was 17,6% (13-25) der Gesamtkörperlänge, 40,4% (27-52,8) der Strecke Cardia-Anus und 55% (38-73) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig; Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 14,1µm (13-15,5), Vagina etwa 9,7µm lang (nur bei einem Individuum vermessen), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist etwa 0,67. Somatische Setae nicht beobachtet.

Rektum etwa µm lang. Schwanz 183µm lang (161-233), in Höhe des Anus 9,3µm breit (8-12,3). Vulva etwa 63 µm vom Anus entfernt (51-90), damit Abstand Vulva-Anus 0,35 mal so lang wie Schwanzlänge (0,26-0,48).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 112,7µm lang (78,1-158,5), was einen Anteil von 0,62 an der Schwanzlänge ergibt (0,46-0,78) .

<i>Monhystrella</i> sp. 4	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	Biomass' µg
Median	495	15,7	31,0	5,3	2,7	21,5	51,0	81,0	0,078
5%-Quantil	433	13,8	28,6	4,9	2,3	15,4	48,0	77,3	0,051
95%-Quantil	584	17,7	39,4	6,9	3,2	24,0	54,0	85,0	0,101

Diese erst nach Abschluss der Bestimmungsarbeiten aufgrund einer Diskontinuität von *Monhystrella* sp. 3 abgegrenzte Art hat mit derselben bei fast allen untersuchten Parametern überlappende Bereiche, lediglich die Vulvapositionen unterscheiden sich deutlich. Dabei liegen die Punktwolken von *Monhystrella* sp. 4 recht zerstreut (siehe Abb. 24), was entweder Variabilität anzeigt oder auf ein Gemisch verschiedener morphometrisch nicht sicher unterscheidbarer Formen hindeutet. Für letztere spricht z.B. auch die ungewöhnliche Variabilität der Lippenbreite.

M sp. 4 wie hier abgegrenzt ist generell größer als für *Monhystrella plectoides* angegeben, unterscheidet sich von *Monhystrella macrura* hinsichtlich weiter vorne liegender Amphiden, ein Merkmal, dass sie zumindest partiell auch von *Monhystrella* sp. 3 unterscheidet.

Mit *Monhystrella* sp. 3 gemeinsam hat sie auffällig schlanke Eier, wobei der obere Grenzwert des Bereiches durch ein abnormes Ei etwa doppelter Länge verursacht ist. *Monhystrella* sp. 4 stimmt in vieler Hinsicht mit den Angaben Jacobs für *Monhystrella macrura* überein, während die Vulvaposition mit Andrássys Angaben zu dieser Art nicht vereinbar ist. Von dieser unterscheidet sie sich jedoch vor allem durch den im Verhältnis zur Schwanzlänge noch kürzeren Abstand zwischen Vulva und Anus.

Auf der folgenden Seite seien als Übersicht die Bereiche der wesentlichen morphometrischen Merkmale der vier im Breitenbach differenzierten *Monhystrella*-Arten den von Andrassy (1984) und Jacobs (1988) in ihre Schlüssel aufgenommenen limnischen (nach Andrassy aquatile) und in Europa gefundenen *Monhystrella*-Arten gegenübergestellt. Wiederum sind nur die für Weibchen angegebenen Merkmale genutzt worden, entsprechend dürftig sind die Angaben bei vielen Arten. Rot und kursiv markierte Ziffern sind Spannen, die aus Einzelwerten unter Berücksichtigung der mittleren Spannen anderer Arten abgeleitet wurden.

Tab. 18: *Monhystrella* spp. (folgende Seite) Übersicht wichtiger morphometrischen Merkmale

Links die 6 Arten, die im Breitenbach differenziert wurden, rechts von Andrassy (1984) oder Jacobs (1988) als limnisch und in Europa nachgewiesene Arten (nur Daten der Weibchen)

Autor / Ort	Breitenbach				Andr.	Jacb.	Andr.	Jacb.	Andr.	Jacb.	Jacb.	Jacb.
Art / Parameter	<i>Monhystrella</i> <i>aff. macrura</i>	<i>Monhystrella</i> sp. 2	<i>Monhystrella</i> sp. 3	<i>Monhystrella</i> sp. 4	<i>Monhystrella</i> <i>macrura</i>	<i>Monhystrella</i> <i>macrura</i>	<i>Monhystrella</i> <i>pectoides</i>	<i>Monhystrella</i> <i>pectoides</i>	<i>Monhystrella</i> <i>hastata</i>	<i>Monhystrella</i> <i>hastata</i>	<i>Monhystrella</i> <i>lepidura</i>	<i>Monhystrella</i> <i>microphthalm</i>
BL	351-423	349-431	412-542	433-584	560-700	415-770	417-443	417-443	350-440	350-370	530-580	323-770
BW	11,3-14,2	11,6-15,9	11,4-16	13,8-17,7	-	-	-	-	-	-	-	-
OeL	61-77	63-84	60-98	73-116	-	-	-	-	-	-	-	-
VP	157-188	164-208	162-238	214-319	-	-	-	-	-	-	-	-
Vad	66-78	71-90	75-102	51-90	-	-	-	-	-	-	-	-
TL	120-160	107-133	167-233	161-233	-	160-280	-	143-158	-	125-138	-	113-220
TW	7,8-9,5	8,9-11	7,6-10,4	8-12,3	-	-	-	-	-	-	-	-
LS	0,4-1,7	0,5-2,2	0,4-2,3	0,9-3,7	-	-	-	-	-	-	-	-
LSvLW	11,7-44,4	11,7-46,6	9,5-45,9	19,2-39,1	16,7-25	-	16,7-25	-	22,7-27,5	-	18,2-22	-
LH	1,5-2	0,9-2,2	1,3-2	2-3,4	-	-	-	-	-	-	-	-
LW	3,7-5,2	3,8-5,2	3,9-5,4	5,3-9,9	-	-	5,5-6,6	-	3,6-4,4	-	-	-
Mad	6,3-8,8	7,4-10,4	6,1-9,7	5,5-11,6	-	-	-	-	-	-	-	-
AD	1,6-2,7	1,8-2,6	1,6-2,8	2,1-3,7	-	-	-	-	-	-	-	-
AW	6,2-7,8	6,3-7,7	6,6-7,7	7,5-10,5	-	-	-	-	-	-	-	-
ADvAW	0,24-0,38	0,27-0,39	0,24-0,37	0,26-0,39	0,27-0,33	-	0,18-0,22	-	0,18-0,22	-	0,18-0,22	-
MAvLW	1,36-2,23	1,51-2,47	1,38-2,11	0,63-1,73	2-2,5	-	1,6-1,8	-	2,5-3	-	1,6-1,8	-
ffpT	43,5-105,8	42,9-81,3	101,1-192,3	78,1-158,5	-	-	-	-	-	-	-	-
ffpTvTL	0,34-0,69	0,35-0,62	0,54-0,83	0,46-0,78	-	-	-	-	-	-	-	-
VW	11,2-12,1	12,5-14,8	13,1-17,8	13-15,5	-	-	-	-	-	-	-	-
VL	5,8-8,1	5,8-9,4	5,5-11	9,7-9,7	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoL	50-76	54-92	60-82	72-140	-	-	-	-	-	-	-	-
V	42,6-48	45,9-51	38,8-45	48-54	46-49	45-55	43-45	43-45	42-50	41-43	50-53	48-58,7
Vs	68,5-74	67,7-72	66,6-71	77,3-85	-	-	-	-	-	-	-	-
VLvVW	0,44-0,71	0,44-0,69	0,4-0,88	0,67	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoLvBL	14,4-19,9	15,3-23,6	12,1-19,8	13-25	-	-	-	-	-	-	-	-
CVd	93-113	98-128	102-138	103-203	-	-	-	-	-	-	-	-
aGoLvCVd	0,53-0,69	0,53-0,77	0,51-0,69	0,38-0,73	-	-	-	-	-	-	-	-
Cad	162-197	166-219	181-240	202-271	-	-	-	-	-	-	-	-
GovCAAd	31,3-42,4	31,4-43,6	29,1-49,3	27-52,8	-	-	-	-	-	-	-	-
VAvTL	0,45-0,6	0,59-0,74	0,42-0,57	0,26-0,48	0,37-0,67	0,37-0,67	0,56-0,62	0,57-0,63	0,43-0,56	0,43-0,53	0,7-1	0,53-0,77
EggL	17,9-45,2	24,3-43,3	31,7-49,1	33,7-49,8	38,1-42	36,6-40,3	-	-	30-35	-	28-33	23-42
EggW	7,8-11,4	8,4-13,9	8,2-11,7	4,5-15,4	-	-	-	-	-	-	-	9,5-11,5
Egga	2,09-4,22	2,74-3,71	3,6-4,62	2,59-10,96	3-4	3,12-3,77	1,82-2,2	2-2	-	-	1,8-2	2-4,42
a	26,5-33,8	24,8-32,4	32,3-40,4	28,6-39,4	30-45	23-45	30,5-33,6	26,7-29,4	26-36	31-36	24-27	24-40
b	5,1-6,2	4,9-5,7	5,3-7,3	4,9-6,9	5-6	5-6,7	5,6-6,2	5,6-6,2	5-5,5	5,3-5,4	5,3-6	4,7-6,7
c	2,5-3	3-3,5	2,3-2,9	2,3-3,2	2,5-3,3	2,5-3,3	2,7-2,9	2,7-3	2,5-4	2,5-3	3,7-4,2	3,15-4,12
cs	13,3-19,5	10,9-14,1	17,7-28	15,4-24	16-20	14-27	16-20	16,7-18,4	15-23	15,5-23	9-10	10-17

5.2.2.1.13 *Eumonhystera* spp.

Juvenile: n = 3392

Weibchen: n = 323, davon 84 gravid

Männchen: n = 5

Diese Weibchen waren keiner Art zuzuordnen, obwohl sie weitgehend vermessen werden konnten. Mit dem Computerschlüssel war abzuklären, dass sie keiner der abgrenzbaren Morphospecies zuzuordnen waren. Es handelt sich dabei vermutlich um ein Gemisch von seltenen Arten, deren geringe Individuenzahl keine sichere Eingrenzung der Merkmale erlaubte. Weiterhin sind hier eine Reihe schlecht erhaltene, morphologisch aberrante oder unvollständige Individuen eingestuft, die sich weder visuell noch morphometrisch eindeutig einer Art zuordnen ließen. Die Individuen waren zwischen 253 und 604 µm lang.

Schließlich wurden fünf Männchen beobachtet, die vermutlich der Gattung *Eumonhystera* (oder *Monhystrella*?) zugeordnet werden müssen. Es handelte sich ausnahmslos um kleine, schlanke Tiere, die keiner der leichter identifizierbaren Arten wie *Eumonhystera dispar* oder *Eumonhystera vulgaris* angehören. Nach den Anteilen der Weibchen könnte man vermuten, dass es sich am ehesten um *Eumonhystera "breitenbachi"* handeln könnte. Da Männchen bei *Eumonhystera* jedoch eine Ausnahmeerscheinung sind, die wegen fehlender Beschreibungen keinen diagnostischen Wert haben, und da eine Zuordnung zu der häufigsten Art letztlich ohne Kreuzungsversuche nicht beweisbar ist, wurden die Individuen nicht näher untersucht und auf eine Darstellung der Details wurde verzichtet.

5.2.2.1.14 *Eumonhystera dispar*

Juvenile: n = 585

Weibchen: n = 390, davon 127 gravid. Bei etwa der Hälfte aller Individuen nur Länge und Breite vermessen, da Artdiagnose klar.

Kopf im Mittel 14,1 µm breit (12,2-16), Lippen 4,3 µm hoch (4,1-10,8) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 4 µm lang (3-4,9), was 28,1% der Lippenbreite entspricht (21,8-35,1).

Amphidenvorderrand im Mittel 17,4 µm von Vorderende entfernt (14,1-20,7), das ist etwa das 1,25-fache der Lippenbreite (1,06-1,51). Körper in Höhe der Amphiden 16,7 µm breit (14,4-18,8). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,2 µm (2,6-3,7), was 19% (16-23) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 23,9 µm breit (20,9-27,4), das ist das 1,73-fache der Lippenbreite (1,55-4,12). Oesophagus im Mittel 141 µm lang (119-168) und an seiner breitesten Stelle 14 µm breit (13,2-17,8), woraus sich eine relative Länge von 8,96 ergibt (7,09-9,37). Cardia kappen-, seltener scheibenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 23,9 µm (20,9-27,4). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,68-fache (0,59-0,75) der entsprechenden Körperbreite.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 206 µm lang (114-282), was 30,7% (21,6-41,8) der Gesamtkörperlänge, 50,4% (35,4-69,7) der Strecke Cardia-Anus und 70% (47-90) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Keine auffällige Postvaginalzelle, Gonade glatt, proximale Zellen oft einreihig, aber bei einem Drittel aller Individuen mehrreihig heranreifend.

Körperbreite in Höhe der Vulva 22,4 µm (19,3-27,8), Vagina 18,1 µm lang (13,1-28,9, nur bei einigen vermessen), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,81 (0,64-1,05). Somatische Setae etwa 3,62 µm lang (2,97-5,07) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 107 μm lang (92-122), in Höhe des Anus 18,2 μm breit (15,8-21,8). Vulva etwa 131 μm vom Anus entfernt (106-164), damit Abstand Vulva-Anus 1,22-mal so lang wie Schwanzlänge (1,11-1,39).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 28,2 μm lang (20,4-34,8), was einen Anteil von 0,26 an der Schwanzlänge ergibt (0,2-0,33). Schwanz auffällig plump mit charakteristischem asymmetrischen Ende.

<i>Eumonhystera dispar</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	672	29,0	23,4	4,7	6,3	5,8	64,0	76,0	0,352
5%-Quantil	550	23,2	20,5	4,3	5,7	5,2	62,0	74,9	0,200
95%-Quantil	774	34,0	25,7	5,2	6,9	6,4	66,0	78,0	0,550

Eumonhystera dispar war eine der regelmäßig auftretenden Arten, die sehr einfach auch ohne aufwendige Vermessung anhand der Größe, der Amphidenlage und des kurzen, charakteristisch geformten Schwanzes erkennbar war.

5.2.2.1.15 *Eumonhystera vulgaris*

Juvenile: n = 1322 zugeordnet

Weibchen: n = 492, davon 115 gravid

Kopf im Mittel 7,8 μm breit (6,5-9,5), Lippen 2,5 μm hoch (1,6-3,5) und rundlich. Labiale Setae ca. 2,1 μm lang (1,3-3,4), was 27,3% der Lippenbreite entspricht (16,8-40,2).

Amphidenvorderrand im Mittel 9,9 μm von Vorderende entfernt (7,4-14), das ist etwa das 1,26-fache der Lippenbreite (0,96-1,94). Körper in Höhe der Amphiden 9,7 μm breit (8,2-12,3). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,8 μm (2,3-3,4), was 29% (20-36) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 15,5 μm breit (13,2-18,1), das ist das 1,97-fache der Lippenbreite (1,55-2,3). Oesophagus im Mittel 98 μm lang (76-116) und an seiner breitesten Stelle 10,3 μm breit (8,3-13,8), woraus sich eine relative Länge von 8,72 ergibt (5,97-13,73). Cardia scheibenförmig bis oval.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 15,1 μm (10,8-16,8). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,7-fache (0,6-0,78) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 139 μm lang (95-178), was 29,8% (22,1-35,2) der Gesamtkörperlänge, 53,3% (38-60,6) der Strecke Cardia-Anus und 71% (54-84) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle selten erkennbar, Gonade glatt, bei einem Drittel aller Individuen buckelig, proximale Zellen oft einreihig, aber bei einem Drittel aller Individuen zwei- oder mehrreihig heranreifend.

Körperbreite in Höhe der Vulva 15,9 μm (13,9-19,2), Vagina 11,6 μm lang (8,1-17,4), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,63 (0,53-1,0, nur bei einigen vermessen). Somatische Setae etwa 3,12 μm lang (0,98-4,78) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 103 μm lang (87-121), in Höhe des Anus 12 μm breit (10-14,1). Vulva etwa 71 μm vom Anus entfernt (58-85), damit Abstand Vulva-Anus 0,7 mal so lang wie Schwanzlänge (0,57-0,79).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 40,4 μm lang (25,5-53,9), was einen Anteil von 0,4 an der Schwanzlänge ergibt (0,26-0,49), filiformer Teil des Schwanzes bei 20% aller Individuen dorsad gekrümmt.

<i>Eumonhystera vulgaris</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μ g]
Median	463	18,2	25,6	4,7	4,5	8,6	62,0	81,0	0,096
5%-Quantil	395	15,3	22,8	4,2	3,9	7,2	58,2	76,7	0,058
95%-Quantil	537	20,9	28,9	6,0	5,2	10,6	67,0	83,0	0,140

Eumonhystera vulgaris ist eine der größeren Arten, die am ehesten mit *Eumonhystera filiformis* verwechselt werden kann, wenn deren Postvaginalzelle nicht sicher erkennbar ist. Allerdings ist die Art etwas kleiner als *Eumonhystera filiformis* und der Oesophagus im Verhältnis zur Körperlänge gestreckter, was eine Differenzierung oft ermöglicht. 30 Individuen wurden aufgrund abweichender Morphometrie zunächst als *Eumonhystera* aff. *vulgaris* geführt, sie wichen jedoch auf unterschiedliche Weise von den übrigen Individuen ab. Es könnte sich bei *E. vulgaris* um einen Artenkomplex mehrerer morphologisch nicht sicher zu trennender Arten handeln. Vielleicht waren die zunächst abgetrennten Individuen aber auch nur etwas aberrante Individuen der gleichen Art.

5.2.2.1.16 *Eumonhystera platylabialis* Christl, in Vorb. n.sp..

Juvenile: n = 31 zugeordnet

Weibchen: n = 66, davon 7 gravid

Kopf im Mittel 8,2 μ m breit (7-10,4), Lippen 2,3 μ m hoch (1,5-3,2) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 1,8 μ m lang (1,2-3,4), was 23,1% der Lippenbreite entspricht (14,7-36).

Amphidenvorderrand im Mittel 10,5 μ m von Vorderende entfernt (8,8-12,8), das ist etwa das 1,26-fache der Lippenbreite (0,98-1,55). Körper in Höhe der Amphiden 11,7 μ m breit (9,9-13,3). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,7 μ m (2,2-3,2), was 22% (18-30) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 16,3 μ m breit (14-19,8), das ist das 1,96-fache der Lippenbreite (1,74-2,53). Oesophagus im Mittel 74 μ m lang (64-115) und an seiner breitesten Stelle 11,3 μ m breit (9,7-12,9), woraus sich eine relative Länge von 6,67 ergibt (5,89-10,96). Cardia scheibenförmig.

Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 112 μ m lang (56-164), was 28,2% (16,6-35,1) der Gesamtkörperlänge, 45,2% (10,4-50,8) der Strecke Cardia-Anus und 70% (39-87) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt, Gonade glatt, bei einem Viertel aller Individuen buckelig, proximale Zellen meist einreihig, .

Körperbreite in Höhe der Vulva 16,7 μ m (8,3-19,8), Vagina 13,5 μ m lang (8,2-19,2), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,76 (0,55-1,19). Somatische Setae etwa 2,98 μ m lang (0,9-5,38) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 105 μ m lang (87-139), in Höhe des Anus 12,5 μ m breit (9,8-14). Vulva etwa 67 μ m vom Anus entfernt (41-85), damit Abstand Vulva-Anus 0,65 mal so lang wie Schwanzlänge (0,41-0,77).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 42,4 μ m lang (25-73,2), was einen Anteil von 0,41 an der Schwanzlänge ergibt (0,28-0,54) .

<i>Eumonhystera</i> " <i>platylabialis</i> "	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μ g]
Median	404	17,8	23,1	5,5	3,9	8,5	58,0	78,0	0,084
5%-Quantil	344	14,0	20,1	3,3	3,3	6,9	55,0	75,8	0,045
95%-Quantil	539	21,8	27,3	6,1	4,5	11,4	64,0	87,0	0,155

Eine mit den vorhandenen Schlüsseln nicht einzuordnende Art, die unter dem Mikroskop durch ihre abgeflachten Lippen in Verbindung mit relativ plumpem Körper und oft langem Schwanz auffielen. Die disjunkte Verteilung mancher Merkmale darauf hin deutet, dass es sich entweder um eine recht variable Art oder noch um ein Gemisch verschiedener Formen handeln könnte, eine Beschreibung ist in Vorbereitung.

5.2.2.1.17 *Eumonhystera megamphida* Christl, in Vorb. n.sp.

Juvenile: n = 3

Weibchen: n = 21 davon 8 gravid

Kopf im Mittel 5,2 µm breit (4,5-6,3), Lippen 2,1 µm hoch (1,2-3) und rundlich. Labiale Setae ca. 2,2 µm lang (0,7-2,9), was 41,6% der Lippenbreite entspricht (14,5-53,2).

Amphidenvorderrand im Mittel 9 µm von Vorderende entfernt (6,5-10,3), das ist etwa das 1,72-fache der Lippenbreite (1,42-2,09). Körper in Höhe der Amphiden 7,5 µm breit (7,3-8,4). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 4,1 µm (3,6-4,6), was 54% (46-59) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 17,1 µm breit (14,5-20,3), das ist das 3,28-fache der Lippenbreite (2,64-4,87). Oesophagus im Mittel 86 µm lang (70-100) und an seiner breitesten Stelle 10,3 µm breit (9,6-11,7), woraus sich eine relative Länge von 8,43 ergibt (7,79-9,68). Cardia scheibenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 17,3 µm (16,4-17,3). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,64-fache (0,58-0,69) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 131 µm lang (72-168), was 34,9% (24,2-38,4) der Gesamtkörperlänge, 56,4% (40,1-61,4) der Strecke Cardia-Anus und 79% (59-88) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle fehlt, Gonade glatt, proximale Zellen meist einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 20 µm (17,9-22,1), Vagina 10,7 µm lang (5,9-17), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,56 (0,29-0,77). Somatische Setae etwa 3 µm lang (2-3,8) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 63 µm lang (52-72), in Höhe des Anus 13,2 µm breit (10,8-15,1). Vulva etwa 77 µm vom Anus entfernt (56-89), damit Abstand Vulva-Anus 1,17-mal so lang wie Schwanzlänge (1,03-1,35).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 14,9 µm lang (0-20,6), was einen Anteil von 0,26 an der Schwanzlänge ergibt (0,14-0,31).

<i>Eumonhystera megamphida</i> n.sp.	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	389	21,2	19,3	4,6	6,2	4,8	66,0	78,0	0,106
5%-Quantil	295	15,7	14,8	4,0	5,7	4,0	63,1	76,0	0,056
95%-Quantil	458	23,1	22,6	4,9	6,8	6,3	71,0	85,0	0,147

Eine seltene, mit den vorhandenen Schlüsseln nicht einzuordnende Art, die unter dem Mikroskop durch ihre außerordentlich großen Amphiden, auffällig plumpen Körper und kurzen Schwanz sehr auffällig und gut abzugrenzen war. Trotz der unverkennbaren Merkmale waren kaum Juvenile dieser Art zuzuordnen. Eine separate Beschreibung der Art ist in Vorbereitung. Auch die Zuordnung zur Gattung *Eumonhystera* ist vorläufig und muss überprüft werden.

5.2.2.1.18 *Eumonhystera filiformis*

Juvenile: n = 898 zugeordnet

Weibchen: n = 232, davon 44 gravid

Kopf im Mittel 7,9 µm breit (7-9), Lippen 2,3 µm hoch (1,7-3,3) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 2,1 µm lang (1,2-3,4), was 26% der Lippenbreite entspricht (15,7-41,4).

Amphidenvorderrand im Mittel 12 µm von Vorderende entfernt (10,4-15,7), das ist etwa das 1,54-fache der Lippenbreite (1,25-1,95). Körper in Höhe der Amphiden 11,3 µm breit (9,4-12,5). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,3 µm (2,4-3,7), was 29% (24-34) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 19,4 µm breit (14,4-22,1), das ist das 2,43-fache der Lippenbreite (1,83-2,79). Oesophagus im Mittel 96 µm lang (84-119) und an seiner breitesten Stelle 12,4 µm breit (11-14,8), woraus sich eine relative Länge von 7,46 ergibt (6,42-8,66). Cardia scheiben- oder kappenförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 15,9 µm (14,1-17,8). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,65-fache (0,59-0,72) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 229 µm lang (155-303), was 38,6% (28,1-46,5) der Gesamtkörperlänge, 62,3% (44-73,1) der Strecke Cardia-Anus und 83% (63-96) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle deutlich, Gonade glatt, proximale Zellen ein- oder mehrreihig zu etwa gleichen Anteilen.

Körperbreite in Höhe der Vulva 21,4 µm (17,3-24,2), Vagina 18,6 µm lang (14,8-22,2, nur bei einigen Individuen vermessen), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,84 (0,64-1,04). Somatische Setae etwa 3,72 µm lang (2,5-4,92) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 130 µm lang (111-153), in Höhe des Anus 15 µm breit (11,3-17,2). Vulva etwa 90 µm vom Anus entfernt (77-105), damit Abstand Vulva-Anus 0,69 mal so lang wie Schwanzlänge (0,61-0,81).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 48,5 µm lang (30,7-66,1), was einen Anteil von 0,38 an der Schwanzlänge ergibt (0,24-0,5),, filiformer Teil des Schwanzes bisweilen dorsad gekrümmt.

<i>Eumonhystera filiformis</i>	BL	BW	a	B	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	592	22,8	25,9	6,2	4,6	8,8	63,0	81,0	0,192
5%-Quantil	521	18,9	23,2	4,9	4,2	7,5	60,2	78,4	0,123
95%-Quantil	674	27,4	29,6	6,8	5,1	10,9	65,0	83,0	0,322

Eumonhystera filiformis ist eine der größeren und relativ häufigen Arten, die am ehesten mit *Eumonhystera vulgaris* verwechselt werden kann, und zwar wenn die Postvaginalzelle nicht gut erkennbar ist. Allerdings ist die Art etwas größer als *Eumonhystera vulgaris* und der Oesophagus im Verhältnis zur Körperlänge kürzer, was eine Differenzierung meist ermöglicht.

5.2.2.1.19 *Eumonhystera sp. 7*

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 224, davon 77 gravid

Kopf im Mittel 5,2 µm breit (4,2-6,2), Lippen 2 µm hoch (1,3-2,9) und rundlich. Labiale Setae ca. 2,1 µm lang (0,8-3,1), was 39,9% der Lippenbreite entspricht (17,8-61,5).

Amphidenvorderrand im Mittel 10,7 µm von Vorderende entfernt (8,1-13,3), das ist etwa das 2,09-fache der Lippenbreite (1,59-2,6). Körper in Höhe der Amphiden 7,1 µm breit (6,2-8).

Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,7 µm (2,1-3,2), was 38% (28-46) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 11,2 µm breit (9,2-13,2), das ist das 2,17-fache der Lippenbreite (1,8-2,63). Oesophagus im Mittel 84 µm lang (66-98) und an seiner breitesten Stelle 7 µm breit (5,9-9,3), woraus sich eine relative Länge von 11,82 ergibt (7,56-13,87). Cardia variabel, oval bis trapez- seltener scheiben- oder herzförmig .

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 10,4 µm (7,2-12). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,66-fache (0,59-0,83) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 87 µm lang (60-114), was 23,5% (17,8-28,3) der Gesamtkörperlänge, 42,2% (33,4-51,1) der Strecke Cardia-Anus und 64% (51-81) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig, meist nicht erkennbar, Gonade oft glatt, in 40% aller Fälle bucklig,, proximale Zellen meist einreihig, bei 15% zweireihig .

Körperbreite in Höhe der Vulva 11,9 µm (9,9-14), Vagina 8,9 µm lang (6,2-13), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,77 (0,57-1,16). Somatische Setae etwa 2,71 µm lang (2-3,42) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 89 µm lang (73-106), in Höhe des Anus 8,4 µm breit (6,6-10,1). Vulva etwa 69 µm vom Anus entfernt (53-83), damit Abstand Vulva-Anus 0,8 mal so lang wie Schwanzlänge (0,57-0,94).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 26,6 µm lang (0,1-47,3), was einen Anteil von 0,32 an der Schwanzlänge ergibt (0,25-0,52) .

<i>Eumonhystera</i> sp. 7	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	380	13,6	28,2	4,5	4,2	10,7	58,0	76,0	0,044
5%-Quantil	311	10,9	22,9	4,0	3,7	8,9	52,4	70,3	0,024
95%-Quantil	425	16,1	32,5	5,1	4,6	12,5	61,0	80,0	0,064

Eumonhystera sp. 7 war eine der kleineren Arten mittlerer Häufigkeit, die am ehesten mit *Eumonhystera* sp. 8 verwechselt werden kann, jedoch etwas größer ist und durch die Relativparameter c und c' unterschieden werden kann. In beide Parameter geht die Schwanzlänge ein, dieselbe war jedoch nicht deutlich verschieden. Auch alle übrigen Parameter weisen eine erhebliche Überlappung auf, so dass von der Morphometrie her eine Trennung in zwei Arten nicht zwingend erscheint, auch wenn in manchen x-y-Diagrammen die Punktwolken beider Arten durch eine gewisse Diskontinuität getrennt werden (Abb. 21, Abb. 24). Allerdings wurden nur 13% der Art *Eumonhystera* sp. 7 im Oberlauf, aber 57% im Mittellauf gefunden, während 40% der Art *Eumonhystera* sp. 8 im Oberlauf und nur 33% im Mittellauf auftraten, was auf unterschiedliche ökologische Einnischung beider Taxa hinweist.

5.2.2.1.20 *Eumonhystera* sp. 8

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 113, davon 27 gravid

Kopf im Mittel 4,6 µm breit (3,9-5,4), Lippen 2 µm hoch (1,6-2,8) und hoch gewölbt. Labiale Setae ca. 2 µm lang (0,9-3), was 41,6% der Lippenbreite entspricht (19,8-67,5).

Amphidenvorderrand im Mittel 10,8 µm von Vorderende entfernt (9-12), das ist etwa das 2,31-fache der Lippenbreite (1,88-2,67). Körper in Höhe der Amphiden 6 µm breit (5,2-6,8). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,4 µm (1,9-2,8), was 39% (32-50) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 8,8 µm breit (7,9-10), das ist das 1,99-fache der Lippenbreite (1,66-2,33). Oesophagus im Mittel 76 µm lang (67-83) und an seiner breitesten Stelle 5,8 µm breit (5,1-6,5), woraus sich eine relative Länge von 13,19 ergibt (10,98-14,21). Cardia oval bis trapezförmig .

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 8,8 µm (8,6-9). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,65-fache (0,56-0,72) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 67 µm lang (53-79), was 20,7% (17-23,9) der Gesamtkörperlänge, 42,8% (37,4-50,1) der Strecke Cardia-Anus und 67% (58-76) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig, meist nicht erkennbar, Gonade glatt oder bucklig zu gleichen Anteilen, proximale Zellen meist einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 10,2 µm (8,5-11,3), Vagina 6,4 µm lang (4,8-8,1), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,56 (0,42-0,7). Somatische Setae etwa 2,62 µm lang (0-3,22) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 94 µm lang (78-109), in Höhe des Anus 6 µm breit (5,2-7). Vulva etwa 57 µm vom Anus entfernt (50-65), damit Abstand Vulva-Anus 0,62 mal so lang wie Schwanzlänge (0,52-0,69).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 45,7 µm lang (28-62,2), was einen Anteil von 0,49 an der Schwanzlänge ergibt (0,3-0,64), filiformer Teil des Schwanzes selten dorsad gekrümmt.

<i>Eumonhystera</i> sp. 8	BL	BW	a	B	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	327	10,6	30,5	4,3	3,5	15,3	54,0	76,0	0,023
5%-Quantil	290	9,2	26,5	4,0	3,2	13,0	51,2	73,7	0,016
95%-Quantil	357	12,5	35,6	4,7	3,7	18,4	56,0	78,0	0,033

Eumonhystera sp. 8 war eine der kleineren Arten und von eher niedriger Häufigkeit, die am ehesten mit *Eumonhystera* sp. 7 verwechselt werden kann, sich von dieser nur durch etwas geringere Körperlänge und durch die Relativparameter c und c' unterscheidet. Weitere Aspekte der Differenzierung siehe oben bei *Eumonhystera* sp. 7.

5.2.2.1.21 *Eumonhystera* cf. *longicaudatula*

Juvenile: n = 171 zugeordnet

Weibchen: n = 81, davon 16 gravid

Kopf im Mittel 9 µm breit (7,7-10,5), Lippen 3 µm hoch (2-3,8) und rundlich. Labiale Setae ca. 3,8 µm lang (2,4-4,9), was 42,4% der Lippenbreite entspricht (26,3-57).

Amphidenvorderrand im Mittel 7,9 µm von Vorderende entfernt (7-11,7), das ist etwa das 0,88-fache der Lippenbreite (0,74-1,37). Körper in Höhe der Amphiden 9,8 µm breit (8,8-11,6). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3,3 µm (2,7-3,7), was 33% (26-39) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 16,7 µm breit (15,5-18,5), das ist das 1,89-fache der Lippenbreite (1,6-2,19). Oesophagus im Mittel 133 µm lang (112-153) und an seiner breitesten Stelle 10,8 µm breit (8,3-13), woraus sich eine relative Länge von 11,9 ergibt (9,32-14,08). Cardia trapezförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 16,8 µm (14,8-18,9). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,66-fache (0,57-0,76) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 165 µm lang (107-217), was 24,8% (17,2-29,8) der Gesamtkörperlänge, 45,5% (33,4-55,9) der Strecke Cardia-Anus und 65% (48-81) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig, Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 16,8 µm (14,7-19,3), Vagina 16,3 µm lang (11,4-21,9), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,89 (0,68-1,24). Somatische Setae etwa 3,54 µm lang (0-5) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 193 µm lang (161-236), in Höhe des Anus 12 µm breit (9,5-13,9). Vulva etwa 111 µm vom Anus entfernt (85-125), damit Abstand Vulva-Anus 0,57 mal so lang wie Schwanzlänge (0,44-0,62).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 78,6 µm lang (48,8-134,4), was einen Anteil von 0,41 an der Schwanzlänge ergibt (0,26-0,58) .

<i>Eumonhystera cf. longicaudatula</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	691	18,0	38,3	5,1	3,5	15,8	56,0	78,0	0,140
5%-Quantil	594	15,8	32,4	4,5	3,2	13,5	53,0	75,5	0,099
95%-Quantil	774	21,4	43,2	6,0	3,9	20,7	59,0	83,0	0,207

Die hier als *Eumonhystera cf. longicaudatula* zusammengefassten Individuen stimmten in vieler Hinsicht mit den Angaben für die Art *Eumonhystera longicaudatula* überein, unterschieden sich jedoch durch ein im Verhältnis zur Schwanzlänge längeren Abschnitt zwischen Vulva und Anus und weiter vorne liegende und tendenziell größere Amphiden. Die Zuordnung dieser Form zu der Art *Eumonhystera longicaudatula* bleibt unsicher.

5.2.2.1.22 *Eumonhystera breitenbachi* Christl, in Vorb. n.sp.

Juvenile: n = 4932 zugeordnet

Weibchen: n = 2224, davon 496 gravid

Kopf im Mittel 4,8 µm breit (4-5,9), Lippen 1,7 µm hoch (1,1-2,4) und rundlich. Labiale Setae ca. 1,3 µm lang (0,5-2,1), was 26,6% der Lippenbreite entspricht (10,6-42,4).

Amphidenvorderrand im Mittel 9,1 µm von Vorderende entfernt (7,2-12,3), das ist etwa das 1,9-fache der Lippenbreite (1,46-2,41). Körper in Höhe der Amphiden 7 µm breit (5,5-8).

Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,4 µm (2-2,9), was 35% (28-45) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 11,7 µm breit (9,8-13,5), das ist das 2,39-fache der Lippenbreite (1,9-2,98). Oesophagus im Mittel 75 µm lang (62-91) und an seiner breitesten Stelle 8 µm breit (6-9,7), woraus sich eine relative Länge von 8,84 ergibt (7,13-13,45). Cardia variabel, oval bis scheiben- oder trapezförmig .

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 10,8 µm (8,9-12,5). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,68-fache (0,58-0,77) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 82 µm lang (54-113), was 24,2% (17-30) der Gesamtkörperlänge, 44,7% (32,9-55,3) der Strecke Cardia-Anus und 61% (45-74) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig, Gonade oft glatt, in 40% aller Fälle bucklig, proximale Zellen meist einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 12,2 µm (9,9-14,5), Vagina 8,9 µm lang (6,6-11,4, nur bei einem Teil der Individuen vermessen), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,72 (0,55-0,94, nur bei einigen Individuen vermessen). Somatische Setae etwa 2,4 µm lang (0-3,71, nur bei einigen vermessen).

Schwanz 91 µm lang (75-107), in Höhe des Anus 9 µm breit (7,3-10,6). Vulva etwa 42 µm vom Anus entfernt (34-54), damit Abstand Vulva-Anus 0,47 mal so lang wie Schwanzlänge (0,39-0,57).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 40,1 µm lang (25,8-53), was einen Anteil von 0,44 an der Schwanzlänge ergibt (0,3-0,55), filiformer Teil des Schwanzes nicht selten leicht dorsad gekrümmt.

<i>Eumonhystera</i> "breitenbach"	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	342	13,9	24,6	4,6	3,8	10,1	61,0	83,0	0,041
5%-Quantil	290	11,4	21,2	3,9	3,4	8,4	58,0	80,7	0,025
95%-Quantil	405	16,3	29,1	5,1	4,2	12,5	64,0	86,0	0,064

Fast die Hälfte der im Breitenbach gefundenen Adulten der Gattung *Eumonhystera* gehören dieser Art an. Sie stimmten in den meisten Merkmalen mit den Angaben für die Art *Eumonhystera hungarica* überein, waren allerdings so viel plumper (kleineres a), dass eine Zugehörigkeit zu dieser Art mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, sofern nicht die Beschreibung von *Eumonhystera hungarica* einen Fehler enthält. Von anderen vom Habitat und Größe her in Frage kommenden Arten wichen sie ebenfalls immer hinsichtlich einiger Merkmale deutlich ab, so dass es sich um eine unbeschriebene Art zu handeln scheint, die im Breitenbach dominierte.

5.2.2.1.23 *Eumonhystera pseudobulbosa*

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 45 davon eines gravid

Kopf im Mittel 7,5 µm breit (5,4-10,8), Lippen 2,9 µm hoch (1,7-4,3) und rundlich. Labiale Setae ca. 3 µm lang (1,5-4,4), was 39,8% der Lippenbreite entspricht (20,8-46,6).

Amphidenvorderrand im Mittel 13,9 µm von Vorderende entfernt (8,9-17,5), das ist etwa das 1,98-fache der Lippenbreite (1-2,44). Körper in Höhe der Amphiden 9,4 µm breit (7,1-15). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 3 µm (2,1-3,7), was 27% (21-40) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 13,5 µm breit (11,2-20,5), das ist das 1,89-fache der Lippenbreite (1,74-2,36). Oesophagus im Mittel 109 µm lang (90-141) und an seiner breitesten Stelle 8,9 µm breit (7,2-13,3), woraus sich eine relative Länge von 11,57 ergibt (8,99-13,86). Cardia variabel, oval bis scheiben- oder trapezförmig.

Auf Höhe der breitesten Stelle des Oesophagus Körperdurchmesser 16 µm (16-16). Breite des Oesophagus auf dieser Höhe das 0,69-fache (0,63-0,76) der entsprechenden Körperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 110 µm lang (83-143), was 21,2% (15,7-26,9) der Gesamtkörperlänge, 43,2% (29,1-49,1) der Strecke Cardia-Anus und 57% (43-66) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauffällig, Gonade meist glatt, proximale Zellen meist einreihig.

Körperbreite in Höhe der Vulva 15,5 µm (11,2-19,4), Vagina 11,6 µm lang (9,5-14,1, nur bei einigen Individuen vermessen), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,6 (0,42-0,82). Somatische Setae etwa 2,35 µm lang (0-4,59) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Schwanz 118 µm lang (96-143), in Höhe des Anus 10,7 µm breit (8,8-15,3). Vulva etwa 67 µm vom Anus entfernt (57-110), damit Abstand Vulva-Anus 0,61 mal so lang wie Schwanzlänge (0,47-0,8).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 43,8 µm lang (24,9-70,4), was einen Anteil von 0,38 an der Schwanzlänge ergibt (0,23-0,56), filiformer Teil des Schwanzes nicht selten leicht dorsad gekrümmt.

<i>Eumonhystera pseudobulbosa</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μ g]
Median	486	16,8	28,7	4,4	4,2	10,9	62,0	81,0	0,086
5%-Quantil	425	13,2	25,7	4,1	3,6	8,5	56,7	78,0	0,049
95%-Quantil	608	21,6	34,0	4,9	4,6	12,9	64,0	85,0	0,173

Eumonhystera pseudobulbosa war im Breitenbach nicht häufig. Die Merkmale der vermessenen Individuen stimmten mit den Beschreibungen Andr ssys und Jacobs' weitgehend  berein, auch wenn die Amphiden h ufig mehr anteri d gelegen waren. Nur eines der vermessenen Weibchen war gravid.

Beier & Traunspurger 2003a, 2003c fanden die Art als zweith ufigste in der K rsch. In Breitenbach war die Art dagegen nicht h ufig. Auch Zullini (1988) fand *Eumonhystera pseudobulbosa* im Lambro-Fluss nur mit 1-2 % Anteil an der Lebensgemeinschaft.

5.2.2.1.24 *Eumonhystera aff. similis*

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 64, davon 10 gravid

Kopf im Mittel 5,9 μ m breit (3,8-9,1), Lippen 1,8 μ m hoch (1,2-3) und abgeflacht. Labiale Setae ca. 1,4 μ m lang (0,5-2,6), was 23,9% der Lippenbreite entspricht (9,6-44,3).

Amphidenvorderrand im Mittel 11,4 μ m von Vorderende entfernt (8,2-15,9), das ist etwa das 2,04-fache der Lippenbreite (1,25-2,59). K rper in H he der Amphiden 7,8 μ m breit (6,3-12,6). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,4 μ m (1,8-3,5), was 31% (20-37) der K rperbreite in H he der Amphiden entspricht.

K rper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 13,9 μ m breit (10-23,2), das ist das 2,48-fache der Lippenbreite (1,81-3,32). Oesophagus im Mittel 95 μ m lang (60-146) und an seiner breitesten Stelle 9,3 μ m breit (6,9-10,7), woraus sich eine relative L nge von 9,2 ergibt (7,49-12,71). Cardia scheiben- bis trapezf rmig.

Auf H he der breitesten Stelle des Oesophagus K rperdurchmesser 13,5 μ m (13,5-13,5). Breite des Oesophagus auf dieser H he das 0,7-fache (0,61-0,78) der entsprechenden K rperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 128 μ m lang (44-230), was 28,5% (15,1-37,6) der Gesamtk rperl nge, 49,8% (28,7-66,4) der Strecke Cardia-Anus und 72% (40-88) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauff llig, Gonade meist glatt, proximale Zellen meist einreihig.

K rperbreite in H he der Vulva 15,5 μ m lang (10-23,3), Vagina im Mittel 16 μ m lang (9,6-25,1, nur bei einigen Individuen vermessen), das Verh ltnis Vulvak rperbreite zu Vaginal nge ist bei etwa 1 und anscheinend sehr variabel (0,51-2,44, nur bei einigen vermessen). Somatische Setae etwa 3,08 μ m lang (2-4,14) (nur bei einigen vermessen).

Schwanz 106 μ m lang (74-146), in H he des Anus 10,5 μ m breit (7,8-16). Vulva etwa 62 μ m vom Anus entfernt (31-100), damit Abstand Vulva-Anus 0,59 mal so lang wie Schwanzl nge (0,39-0,75).

Distaler, nicht weiter verj ngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 40,3 μ m lang (24,3-66,3), was einen Anteil von 0,43 an der Schwanzl nge ergibt (0,26-0,54), filiformer Teil des Schwanzes selten leicht dorsad gekr mmt.

<i>Eumonhystera aff. similis</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μ g]
Median	447	16,4	26,4	4,6	4,2	9,4	62,0	82,0	0,076
5%-Quantil	277	11,2	21,7	3,9	3,4	7,9	57,8	76,5	0,022
95%-Quantil	653	25,0	32,5	6,5	5,2	11,9	70,0	87,0	0,253

Die Merkmale dieser im Breitenbach ebenfalls nicht häufigen Art stimmten mit den Beschreibungen Andr ssys und Jacobs' weitgehend  berein, auch wenn die Amphiden gr  er waren als angegeben und auch oft h ufig mehr anteri r gelegen waren als bei der Typusform. *Eumonhystera similis arenicola* kann ausgeschlossen werden. Die Variabilit t mancher Merkmale (z.B. Lippenbreite) deutet darauf hin, dass es sich m glichlicherweise nicht um eine einzelne Art, sondern um ein Gemisch verschiedener sehr  hnlicher Formen handeln k nnte.

5.2.2.1.25 *Eumonhystera simplex*

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 1

Kopf 4,5 μm breit. Labiale Setae ca. 3,2 μm lang, was 70,5% der Lippenbreite entspricht.

Amphidenvorderrand 10,6 μm von Vorderende entfernt, das ist etwa das 2,37-fache der Lippenbreite. K rper in H he der Amphiden 7,1 μm breit. Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,9 μm , was 41% der K rperbreite in H he der Amphiden entspricht.

Oesophagus 91 μm lang.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 75 μm lang.

Schwanz 91 μm lang, in H he des Anus 7,3 μm breit. Vulva etwa 69 μm vom Anus entfernt, damit Abstand Vulva-Anus 0,76 mal so lang wie Schwanzl nge.

Distaler, nicht weiter verj ngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 5,4 μm lang, was einen Anteil von 0,06 an der Schwanzl nge ergibt.

<i>Eumonhystera</i> <i>aff. simplex</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	380	12,0	31,6	4,2	4,2	12,5	59,0	78,0	0,034

Das Individuum wurde als der Art *Eumonhystera simplex* zugeh rig angesehen, obwohl der Schwanz etwas zu plump ist (c' zu klein), die  brigen Merkmale passten.

5.2.2.1.26 *Eumonhystera longicaudatissima* Christl, in Vorb. n.sp.

Keine Juvenilen zugeordnet

Weibchen: n = 55, davon 22 gravid

Kopf im Mittel 4,8 μm breit (3,3-5,6), Lippen 2 μm hoch (1,4-2,7) und hoch gew lbt. Labiale Setae ca. 1,3 μm lang (0,6-2,3), was 27,5% der Lippenbreite entspricht (13,2-47,3).

Amphidenvorderrand im Mittel 9,1 μm von Vorderende entfernt (6,1-12,9), das ist etwa das 1,91-fache der Lippenbreite (1,11-3,04). K rper in H he der Amphiden 6,4 μm breit (5,6-7,4). Amphiden kreisrund, ihr Durchmesser 2,3 μm (1,7-2,9), was 36% (27-46) der K rperbreite in H he der Amphiden entspricht.

K rper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 9,5 μm breit (7,9-11,3), das ist das 1,95-fache der Lippenbreite (1,7-2,91). Oesophagus im Mittel 75 μm lang (66-94) und an seiner breitesten Stelle 6,4 μm breit (4,9-8,2), woraus sich eine relative L nge von 13,19 ergibt (5,94-15,27). Cardia oval- bis trapezf rmig.

Auf H he der breitesten Stelle des Oesophagus K rperdurchmesser 11,2 μm (9,4-11,2). Breite des Oesophagus auf dieser H he das 0,7-fache (0,54-0,76) der entsprechenden K rperbreite. Ocellen beim fixierten Tier nicht zu beobachten.

Weibliche Gonade rechts vom Darm, gestreckt, etwa 62 μm lang (45-86), was 15,5% (7,9-24) der Gesamtk rperl nge, 34,1% (2,9-56) der Strecke Cardia-Anus und 58% (36-82) der Strecke Cardia-Vulva entspricht.

Postvaginalzelle unauff llig, Gonade meist glatt, proximale Zellen einreihig.

K rperbreite in H he der Vulva 8,9 μm (7,9-12,2), Vagina 10,6 μm lang (9-11,7, nur bei einigen Individuen vermessen), das Verh ltnis Vulvak rperbreite zu Vaginal nge ist 0,95 (0,8-1,28). Somatische Setae etwa 0 μm lang (0-3) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Separates Rektum nicht beobachtet. Schwanz 134 μm lang (100-208), in Höhe des Anus 6,8 μm breit (5,4-9,4). Vulva etwa 57 μm vom Anus entfernt (38-81), damit Abstand Vulva-Anus 0,4 mal so lang wie Schwanzlänge (0,29-0,51).

Distaler, nicht weiter verjüngter Teil des Schwanzes (filiform) etwa 81 μm lang (47,5-130,5), was einen Anteil von 0,54 an der Schwanzlänge ergibt (0,41-0,71).

<i>Eumonhystera longicaudatissima</i> n.sp.	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	385	11,0	34,7	4,8	2,7	20,4	49,0	77,0	0,028
5%-Quantil	316	9,1	30,6	3,9	2,2	17,0	38,9	70,0	0,017
95%-Quantil	467	14,3	39,2	6,7	3,3	23,7	57,0	84,0	0,058

Auch die als zusammengefassten Individuen waren mit keiner der beschriebenen Arten gut in Übereinstimmung zu bringen, auch wenn ein Teil der Individuen knapp die Kriterien der Art *Eumonhystera longicaudatula* erfüllten, allerdings soll letztere längere labiale Setae (ein unsicheres Merkmal) und vor allem deutlich kürzere Schwänze im Vergleich zur Körperlänge haben. Die Vulva lag sehr weit vorne, was darauf hindeutet, dass die Variabilität dieser Form in Richtung *Monhystrella* ausstrahlt. Eine erneute Durchsicht des Materials ist erforderlich, da auch hier die Möglichkeit besteht, dass die als *Eumonhystera longicaudatissima* n. sp. zusammengefassten Individuen noch andere ähnliche unbeschriebener Formen beinhalten könnten.

Auf den folgenden beiden Seiten sind beispielhaft die Bereiche wesentlicher morphometrischer Merkmale von im Breitenbach gefundenen taxonomischen Einheiten und beschriebenen Arten dargestellt.

I: Sechs größere *Eumonhystera*-Arten der Breitenbachproben zusammen mit einigen relevanten Datensätzen von Andrassy (1984) und Jacobs (1988) (Tab. 19).

II: Sechs kleinere *Eumonhystera*-Arten der Breitenbachproben zusammen mit einigen potentiell relevanten Datensätzen von Andrassy (1984) und Jacobs (1988).

Weitere Matrizendatensätze wurden hier aus Platzgründen nicht dargestellt, wurden aber im Computerschlüssel gleichberechtigt wie die dargestellten (und wie die *Monhystrella*-Datensätze) verarbeitet. Wiederum war eine Vereinigung der Datensätze beider Autoren nach Aktenlage nicht möglich, sondern es hätte einer Sichtung des Typenmaterials bedurft, soweit überhaupt vorhanden.

Tab. 19: *Eumonhystera* spp. I (folgende Seite:) Morphometrische Merkmale größerer Arten

6 der größeren und plumperen Arten, die im Breitenbach differenziert wurden, verglichen mit einer Auswahl potentiell relevanter Artbeschreibungen von Andrassy (1984) und Jacobs (1988).

Tab. 20: *Eumonhystera* spp. II (Übernächste Seite:) Morphometrischer Merkmale kleinerer Arten

6 der kleineren Arten, die im Breitenbach differenziert wurden, verglichen mit einer Auswahl potentiell relevanter Artbeschreibungen kleinerer Arten von Andrassy (1984) und Jacobs (1988).

Autor / Ort Art / Parameter	Breitenbach	Andr.	Jacb.	Breitenbach	Andr.	Jacb.	Breitenbach	Andr.	Jacb.	Breitenbach	Breitenbach	Jacb.	Andr.	Breitenbach	Jacb.	Andr.	Gagar.
	<i>E. dispar</i>	<i>E. dispar</i>	<i>E. dispar</i>	<i>E. vulgaris</i>	<i>E. vulgaris</i>	<i>E. vulgaris</i>	<i>E. filiformis</i>	<i>E. filiformis</i>	<i>E. filiformis</i>	<i>E. platylabialis</i>	<i>E. longicaudatula</i>	<i>E. longicaudatula</i>	<i>E. longicaudatula</i>	<i>E. aff. pseudobulbosa</i>	<i>E. pseudobulbosa</i>	<i>E. pseudobulbosa</i>	<i>E. tупoris</i>
BL	550-774	500-800	315-1104	395-537	400-700	250-1000	521-674	600-800	250-1000	344-539	594-774	400-700	400-700	425-608	378-630	380-450	570-840
BW	23,2-34	-	-	15,3-20,9	-	-	18,9-27,4	-	-	14-21,8	15,8-21,4	-	-	13,2-21,6	-	-	-
OeL	119-168	-	-	76-116	-	-	84-119	-	-	64-115	112-153	-	-	90-141	-	-	117-156
VP	346-522	-	-	242-341	-	-	323-431	-	-	199-318	346-446	-	-	254-375	-	-	-
Vad	106-164	-	-	58-85	-	-	77-105	-	-	41-85	85-125	-	-	57-110	-	-	-
TL	92-122	-	-	87-121	-	46-286	111-153	-	103-234	87-139	161-236	-	-	96-143	102-154	-	150-234
TW	15,8-21,8	-	-	10-14,1	-	-	11,3-17,2	-	-	9,8-14	9,5-13,9	-	-	8,8-15,3	-	-	-
LS	3-4,9	-	-	1,3-3,4	-	-	1,2-3,4	-	-	1,2-3,4	2,4-4,9	-	-	1,5-4,4	-	-	6-7-
LSvLW	21,8-35,1	25-33,3	15-39	16,8-40,2	18,2-22	25-40	15,7-41,4	30-33	17-30	14,7-36	26,3-57	20-75	30-33	20,8-46,6	38-50	30,3-36,7	40-60
LH	4,1-10,8	-	-	1,6-3,5	-	-	1,7-3,3	-	-	1,5-3,2	2-3,8	-	-	1,7-4,3	-	-	-
LW	12,2-16	12-14	-	6,5-9,5	8-9	-	7-9	8-9	-	7-10,4	7,7-10,5	-	-	5,4-10,8	-	6-18	11-15
Mad	14,1-20,7	-	-	7,4-14	-	-	10,4-15,7	-	-	8,8-12,8	7-11,7	-	-	8,9-17,5	-	-	-
AD	2,6-3,7	-	-	2,3-3,4	-	-	2,4-3,7	-	-	2,2-3,2	2,7-3,7	-	-	2,1-3,7	-	-	-
AW	14,4-18,8	-	-	8,2-12,3	-	-	9,4-12,5	-	-	9,9-13,3	8,8-11,6	-	-	7,1-15	-	-	-
ADvAW	0,16-0,23	0,14-0,19	0,1-0,21	0,2-0,36	0,18-0,22	0,16-0,33	0,24-0,34	0,1-0,4	0,2-0,37	0,18-0,3	0,26-0,39	0,25-0,3	0,25-0,3	0,21-0,4	0,18-0,37	-	0,3-0,4
MAvLW	1,06-1,51	1-1,6	0,8-1,5	0,96-1,94	1,2-1,5	0,7-1,4	1,25-1,95	1,8-2,1	1,4-2,3	0,98-1,55	0,74-1,37	1,5-1,7	1,5-1,7	1,0-2,44	2-2,5	2,2-3	1,0-1,5
ffpT	20,4-34,8	-	-	25,5-53,9	-	-	30,7-66,1	-	-	25-73,2	48,8-134,4	-	-	24,9-70,4	-	-	-
ffpTvTL	0,2-0,33	-	0,35-0,5	0,26-0,49	-	0,5-0,6	0,24-0,5	-	0-0,4	0,28-0,54	0,26-0,58	-	-	0,23-0,56	0-0,2	-	-
VL	13,1-28,9	-	-	8,1-17,4	-	-	14,8-22,2	-	-	8,2-19,2	11,4-21,9	-	-	9,5-14,1	-	-	-
VW	19,3-27,8	-	-	13,9-19,2	-	-	17,3-24,2	-	-	8,3-19,8	14,7-19,3	-	-	11,2-19,4	-	-	-
aGoL	114-282	-	-	95-178	-	-	155-303	-	-	56-164	107-217	-	-	83-143	-	-	-
V	62-66	60-67	57-69	58,2-67	58-65	51-69	60,2-65	58-66	49-71	55-64	53-59	55-64	55-64	56,7-64	54-60	55-62	52,7-61,5
Vs	74,9-78	-	-	76,7-83	-	-	78,4-83	-	-	75,8-87	75,5-83	-	-	78-85	-	-	-
VLvVW	0,64-1,05	-	-	0,53-1,0	-	0,3-0,4	0,64-1,04	-	-	0,55-1,19	0,68-1,24	-	-	0,42-0,82	-	-	-
aGoLvBL	21,6-41,8	-	-	22,1-35,2	-	-	28,1-46,5	33-40	-	16,6-35,1	17,2-29,8	-	-	15,7-26,9	-	-	-
CVd	226-359	-	-	158-234	-	-	220-325	-	-	122-210	109-301	-	-	156-237	-	-	-
aGoLvCVd	0,47-0,9	-	0,61-0,73	0,54-0,84	-	0,6-0,9	0,63-0,96	-	-	0,39-0,87	0,48-0,81	-	-	0,43-0,66	0,4-0,6	-	-
Cad	300-519	-	-	223-331	-	-	313-433	-	-	159-314	312-416	-	-	192-327	-	-	-
GovCAAd	35,4-69,7	-	-	38-60,6	-	-	44-73,1	-	-	10,4-50,8	33,4-55,9	-	-	29,1-49,1	-	-	-
VAvTL	1,11-1,39	1,1-1,3	0,86-1,33	0,57-0,79	0,63-0,83	0,39-0,92	0,61-0,81	0,7-0,8	0,59-0,96	0,41-0,77	0,44-0,62	0,25-0,4	0,25-0,4	0,47-0,8	0,52-0,86	0,59-0,67	0,57-0,69
EggL	40,6-49,1	-	23-59	35,7-47,9	-	27-60	38,7-51,1	45-50	28-56	36,3-42,3	27,6-55,9	47,6-52,5	47,6-52,5	30,3	36-40	-	54-61
EggW	20,5-25,5	-	8-37	13,2-18	-	11-28	14,3-20,4	-	9-22	13,5-17,4	10,2-20,6	-	-	11,2	11-14	-	21-24
Egga	1,67-2,35	-	-	2,12-3,29	-	-	2,03-2,95	-	-	2,26-3	2,14-3,67	3,18-3,85	-	2,72	2,8-3,8	-	2,4-2,7
a	20,5-25,7	20-24	15-38	22,8-28,9	20-30	20-37	23,2-29,6	25-33	10-37	20,1-27,3	32,4-43,2	30-46	30-46	25,7-34	27-34	30-34	31,6-46,6
b	4,3-5,2	4,8-5,8	4,8-5,9	4,2-6	5,5-6,3	3,2-7	4,9-6,8	4,8-6,4	4-7,2	3,3-6,1	4,5-6	5-5,2	5-5,2	4,1-4,9	4-5	4-4,7	4,59-6,62
C	5,7-6,9	5,5-7	4-7,6	3,9-5,2	4-5,5	2,7-5,6	4,2-5,1	4-5,5	2,8-6,8	3,3-4,5	3,2-3,9	2,9-3,8	2,9-3,8	3,6-4,6	3,5-5,1	3,8-4,5	3,2-4,23
cs	5,2-6,4	5-7	3,4-7,7	7,2-10,6	7-10	7,4-16	7,5-10,9	9-12	5,8-11,5	6,9-11,4	13,5-20,7	15-25	15-20	8,5-12,9	8,8-12,2	-	11-18
PVC	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	deutlich	deutlich	deutlich	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig	unauffällig

Autor / Ort	Breitenbach	Breitenbach	Breitenbach	Breitenbach	Andr.	Jacb.	Andr.	Jacb.	Andr.	Andr.	Breitenbach	Jacb.	Breitenbach	Andr.	Jacb.	Jacb.
Art / Parameter	<i>E. meg- amphida</i>	<i>E. sp. 7</i>	<i>E. sp. 8</i>	<i>E. breiten- bachi</i>	<i>E. andrassyi</i>	<i>E. andrassyi</i>	<i>E. hungarica</i>	<i>E. hungarica</i>	<i>E. rustica</i>	<i>E. tatrica</i>	<i>E. longicau- datissima</i>	<i>E. longi- caudatula</i>	<i>E. aff. similis</i>	<i>E. similis</i>	<i>E. similis</i>	<i>E. simplex</i>
BL	295-458	311-425	290-357	290-405	400-500	440-600	330-380	360-380	388-412	359-381	316-467	400-700	277-653	400-600	310-900	300-507
BW	15,7-23,1	10,9-16,1	9,2-12,5	11,4-16,3	-	-	-	-	-	-	9,1-14,3	-	11,2-25	-	-	-
OeL	70-100	66-98	67-83	62-91	-	-	-	-	-	-	66-94	-	60-146	-	-	-
VP	187-311	169-253	157-194	175-251	-	-	-	-	-	-	165-217	-	164-423	-	-	-
Vad	56-89	53-83	50-65	34-54	-	-	-	-	-	-	38-81	-	31-100	-	-	-
TL	52-72	73-106	78-109	75-107	-	103-104	-	94-104	-	-	100-208	-	74-146	-	89-185	91-133
TW	10,8-15,1	6,6-10,1	5,2-7	7,3-10,6	-	-	-	-	-	-	5,4-9,4	-	7,8-16	-	-	-
LS	0,7-2,9	0,8-3,1	0,9-3	0,5-2,1	-	-	-	-	-	-	0,6-2,3	-	0,5-2,6	-	-	-
LSvLW	14,5-53,2	17,8-61,5	19,8-67,5	10,6-42,4	-	22,7-27,5	5-15	20-25	16,7-20	18,2-22	13,2-47,3	20-75	9,6-44,3	10-20	15-25	75-100
LH	1,2-3	1,3-2,9	1,6-2,8	1,1-2,4	-	-	-	-	-	-	1,4-2,7	-	1,2-3	-	-	-
LW	4,5-6,3	4,2-6,2	3,9-5,4	4-5,9	-	-	5-5,5	-	-	4-7	3,3-5,6	-	3,8-9,1	-	-	-
Mad	6,5-10,3	8,1-13,3	9-12	7,2-12,3	-	-	-	-	-	-	6,1-12,9	-	8,2-15,9	-	-	-
AD	3,6-4,6	2,1-3,2	1,9-2,8	2-2,9	-	-	-	-	-	-	1,7-2,9	-	1,8-3,5	-	-	-
AW	7,3-8,4	6,2-8	5,2-6,8	5,5-8	-	-	-	-	-	-	5,6-7,4	-	6,3-12,6	-	-	-
ADvAW	0,46-0,59	0,28-0,46	0,32-0,5	0,28-0,45	0,3-0,36	0,3-0,37	0,23-0,28	0,23-0,28	0,2-0,25	0,33-0,4	0,27-0,46	0,25-0,3	0,2-0,37	0,167-0,2	0,2-0,3	0,33-0,37
MAvLW	1,42-2,09	1,59-2,6	1,88-2,67	1,46-2,41	1,6-1,7	1,6-2	2-2,2	1,8-2,2	1,45-1,76	1,6-1,8	1,11-3,04	1,5-1,7	1,25-2,59	2-2,5 *	2-3,3	2,9-3,5
ffpT	0-20,6	0,1-47,3	28-62,2	25,8-53	-	-	-	-	-	-	47,5-130,5	-	24,3-66,3	-	-	-
ffpTvTL	0,14-0,31	0,25-0,52	0,3-0,64	0,3-0,55	-	0,3-0,4	-	0-0,4	-	-	0,41-0,71	-	0,26-0,54	-	0,3-0,5	0-0,5
V	5,9-17	6,2-13	4,8-8,1	6,6-11,4	-	-	-	-	-	-	9-11,7	-	0,51-2,44	-	-	-
VW	17,9-22,1	9,9-14	8,5-11,3	9,9-14,5	-	-	-	-	-	-	7,9-12,2	-	10-23,3	-	-	-
aGoL	72-168	60-114	53-79	54-113	-	-	-	-	-	-	45-86	-	44-230	-	-	-
V	63,1-71	52,4-61	51,2-56	58-64	63-67	63-67	61-62	61-62	53-57	64-68	38,9-57	55-64	57,8-70	57-65	51,2-71	54-57
Vs	76-85	70,3-80	73,7-78	80,7-86	-	-	-	-	-	-	70-84	-	76,5-87	-	-	-
VLvVW	0,29-0,77	0,57-1,16	0,42-0,7	0,55-0,94	-	-	-	-	-	-	0,8-1,28	-	0,51-2,44	-	-	-
aGoLvBL	24,2-38,4	17,8-28,3	17-23,9	17-30	-	-	27,3-33	-	-	-	7,9-24	-	15,1-37,6	30,3-36,7	-	-
CVd	117-210	97-162	88-113	109-166	-	-	-	-	-	-	91-127	-	101-296	-	-	-
aGoLvCVd	0,59-0,88	0,51-0,81	0,58-0,76	0,45-0,74	-	-	-	-	-	-	0,36-0,82	-	0,4-0,88	-	0,8-0,9	0,61-0,73
Cad	173-280	162-234	142-176	143-223	-	-	-	-	-	-	130-195	-	139-402	-	-	-
GovCAAd	40,1-61,4	33,4-51,1	37,4-50,1	32,9-55,3	-	-	-	-	-	-	2,9-56	-	28,7-66,4	-	-	-
VAvTL	1,03-1,35	0,57-0,94	0,52-0,69	0,39-0,57	0,5-0,67	0,55-0,75	0,43-0,5	0,45-0,56	0,41-0,46	0,48-0,53	0,29-0,51	0,25-0,4	0,39-0,75	0,6-0,7	0,59-0,67	0,6-0,77
EggL	40,8-59,9	28,2-45,5	21,1-42,3	23,4-44,9	18-25	18-25	-	-	-	-	18,9-46,6	47,6-52,5	30,4-49,2	-	30-59	30-50
EggW	15,4-21,4	9,3-13,6	7,1-10,5	9-14,6	-	10-13	-	-	-	-	6,8-12,2	-	11,5-20,3	-	15-23	10-15
Egga	2,17-3,77	2,35-4	2,41-4,72	2,19-4,01	-	-	-	-	-	-	2,61-5,47	3,18-3,85	2,3-3,48	-	1,7-2,6	2,73-3,3
a	14,8-22,6	22,9-32,5	26,5-35,6	21,2-29,1	21-25	21-27	40-43	40-43	21,9-24,2	-	30,6-39,2	30-46	21,7-32,5	20-30	20-35	29-45
b	4-4,9	4-5,1	4-4,7	3,9-5,1	4,7-6,2	4,7-6,2	4,7-5,3	4,7-5,2	4,8-5,3	3,8-4,2	3,9-6,7	5-5,2	3,9-6,5	4-5,5	3,5-6,8	4-5
c	5,7-6,8	3,7-4,6	3,2-3,7	3,4-4,2	4,4-4,8	4,3-5,7	3,7-3,8	3,7-3,8	3,8-4,2	4,2-4,6	2,2-3,3	2,9-3,8	3,4-5,2	3,8-5	3,2-5,8	3,25-4,25
cs	4-6,3	8,9-12,5	13-18,4	8,4-12,5	7,6-8,4	5,5-8,3	11-12	11-15	9,5-10,5	7,6-8,4	17-23,7	15-25	7,9-11,9	10-12	7,5-13,8	15-17
PVC	-	-	-	-	deutlich	deutlich	-	-	deutlich	-	-	-	-	-	-	-

* bei Subspezies *E. similis arenicola* mit weiter hinten liegenden Amphiden MAVLW = 3 - 3,5

5.2.2.2 Xyalidae

Diese vorwiegende marine Familie tritt mit nur zwei Gattungen, *Daptonema* und *Theristus* in limnischen Habitaten auf, von denen *Theristus* im Breitenbach gefunden wurde. Die Gattung wurde nach Andr ssy (1984) bestimmt, weiterhin wurden Rachor 1971 und Schiemer 1984 ber cksichtigt.

5.2.2.2.1 *Theristus agilis*

Vermessene Juvenile: n = 195

K rperl nge 649 μm (449 - 1277), a = 23,1 (19,8 - 26,5), b = 4,1 (3,7 - 4,9), c = 8,1 (6,7 - 12,4), c' = 4,6 (3,5 - 6,3).

Weibchen: n = 46, davon 8 gravid

Weiterhin wurden 3 Individuen pr pariert, bei denen die Artzugeh rigkeit aufgrund schlechten Zustandes nicht eindeutig war, die aber vermutlich der gleichen Art angeh ren.

K rperl nge 1000 μm (794 - 1094). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 1,38 μm (0,97 - 1,77).

Lippen im Mittel 15,9 μm breit (12,7-18,1), Lippen 5,9 μm hoch (3,5-7,9) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 12,9 μm lang (10,4-15), was 78,5% der Lippenbreite entspricht (63,1-86,7). Amphidenvorderrand im Mittel 22 μm von Vorderende entfernt (16,4-24,9), das ist etwa das 1,4-fache der Lippenbreite (1,2-1,6). K rper in H he der Amphiden 17,5 μm breit (14,2-19,2). Amphiden rund, 4,8 μm breit (4,2-5,5), was 0,27% (0,25-0,32) der K rperbreite in H he der Amphiden entspricht.

Mundh hle schmal, trichterf rmig.

K rper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 24,5 μm breit (21,2-27,3), das ist das 1,47-fache der Lippenbreite (0-1,8).

Oesophagus im Mittel 213 μm lang (148-233).

Vordere Gonade etwa 301 μm lang (181-377), was 30,3% (20,3-38,5) der Gesamtk rperl nge entspricht, in der Regel nicht umgeschlagen. Kein postvulvarer Uterussack.

Gonade f llt etwa 45% (30,4-54,1) der Strecke Cardia-Anus aus (L nge ohne Umschlag gerechnet).

K rperbreite in H he der Vulva 27,4 μm (20,8-31,7), Vagina 12,3 μm lang (7,2-15,9), das Verh ltnis Vulvak rperbreite zu Vaginal nge ist 0,45 (0,24-0,59).

Rektum etwa 20 μm lang, dies entspricht 1,11 Anallbreiten (1,11 - 1,11). Schwanz 125 μm lang (109-160), in H he des Anus 17,6 μm breit (15,5-20,3). Vulva etwa 260 μm vom Anus entfernt (191-303), damit Abstand Vulva-Anus 2,08 mal so lang wie Schwanzl nge (1,36-2,42).

<i>Theristus agilis</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	1000	28,6	34,9	4,7	7,8	7,0	62,8	71,4	0,130
5%-Quantil	794	22,8	29,8	4,2	5,9	5,6	57,4	68,6	0,026
95%-Quantil	1094	33,8	37,7	5,2	9,0	9,7	65,7	77,9	0,223

T. agilis ist eine Art, die h ufig in verschiedenen limnischen Habitaten zu finden ist. Bei einer marinen Art der Gattung, *T. anoxybioticus*, treten juvenile Individuen in tiefen, anoxischen (Methanbildung) Schichten des Sedimentes auf, w hrend die Adulten nur zu bestimmten Jahreszeiten und nur in der obersten, oxischen Schicht auftreten (Jensen 1995a, 1995b).

5.2.2.3 *Plectidae*.

Diese Familie wurde zunächst nach Bongers 1984, dann nach Andr ssy 1984, 1985, und vor allem nach Zell 1993 bestimmt.

Au er den im folgenden detailliert dargestellten f nf Arten wurden viele juvenile der *P. aquatilis*-Gruppe und einzelne der *P. parietinus*-Gr. und der *P. parvus*-Gr. zugeordnet; bei ersterer und letzterer d rfte es sich im wesentlichen tats chlich um die namengebende Art gehandelt haben. Einzelne Individuen wurden nach dem Bestimmungsschl ssel Zells (1993) folgenden Arten oder Artengruppen zugeordnet: *P. cirratus*, *P. infundibulifer*, *P. intermedius*, *P. longicaudatus*, *P. magadani*, *P. makrodemas*, *P. minimus*, *P. palustris*, *P. parietinus*, *P. similis* und *P. varians*. Ob es sich tats chlich um Nachweise der entsprechenden Arten handelt, bleibt im Einzelfall unsicher, solange die Variabilit t der Population nicht beurteilt werden kann.

5.2.2.3.1 *Plectus aquatilis*

Vermessene Juvenile: n = 70 (incl. *P. aquatilis*-Gruppe)

K rperl nge 649 μm (449 - 1277), a = 23,1 (19,8 - 26,5), b = 4,1 (3,7 - 4,9), c = 8,1 (6,7 - 12,4), c' = 4,6 (3,5 - 6,3).

Unter den nur bis zur Gattung bestimmten Individuen werden vermutlich weitere Individuen dieser Art sein.

Weibchen: n = 40, davon 7 gravid, sowie ein

M nnchen: n = 1 (830 μm lang, a = 27,3, b = 3,9, c = 7,7, c' = 5,7).

K rperl nge 995 μm (891 - 1190). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 1,08 μm (0,8 - 1,26), Seitenfeld etwa 6,1 μm breit (0 - 8,3); meist 2 Seitenlinien erkennbar.

Lippen im Mittel 12 μm breit (11,2-13,7), Lippen 4,8 μm hoch (3,3-6) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 3,4 μm lang (2,7-4), was 27,6% der Lippenbreite entspricht (21,9-34). Amphidenvorderrand im Mittel 12 μm von Vorderende entfernt (10,2-13,6), das ist etwa das 1-fache der Lippenbreite (0,9-1,1). K rper in H he der Amphiden 16,2 μm breit (14,2-18). Amphiden  senf rmig und ventral gewunden, ihr Durchmesser 3,6 μm (3,1-4,3), was 0,23% (0,19-0,26) der K rperbreite in H he der Amphiden entspricht.

Das Stoma insgesamt 21,2 μm lang (16,6 - 28,1) und im vorderen erweiterten Bereich 5 μm breit (3,6 - 6,4), was das 0,41-fache der Lippenbreite ist. K rper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 40,5 μm breit (33,1-47,3), das ist das 3,15-fache der Lippenbreite (0-3,73). Oesophagus im Mittel 236 μm lang (203-270) und an seiner breitesten Stelle (Cardia) etwa 23,5 μm (23,1 - 23,8) breit, das 0,58-fache (0,53-0,63) der entsprechenden K rperbreite. Der Oesophagus ist etwa 10-mal l nger als dick (9,5-10,4). Der Isthmus ist etwas schmalere als der Corpus, der Klappenapparat ist vom parietinus-artigen Typ.

Beide Gonaden sind antidrom umgeschlagen, der vordere Ast liegt rechts, der hintere links vom Darm.

Vordere Gonade etwa 125 μm lang (100-168), was 12,1% (10,7-14,6) der Gesamtk rperl nge entspricht, dazu Umschlag von etwa 73 μm L nge. Hintere Gonade etwa 126 μm lang (103-172), was 12,6% (10,9-15,5) der Gesamtk rperl nge entspricht; dazu ein Umschlag von etwa 73 μm L nge. Beide Gonaden f llen zusammen etwa 38% (33,7-45,7) der Strecke Cardia-Anus aus (L ngen ohne Umschl ge gerechnet). K rperbreite in H he der Vulva 39,5 μm lang (33,4-48,9), Vagina 16,2 μm lang (13,5-18,9), das Verh ltnis Vulvak rperbreite zu

Vaginallänge ist 0,39 (0,38-0,39). Somatische Setae etwa 2,51 μm lang (1,84-3,18) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa 29,7 μm lang, dies entspricht 1,3 Analbreiten (0,96 - 1,63). Schwanz 125 μm lang (110-141), in Höhe des Anus 24 μm breit (19,5-28,1). Vulva etwa 395 μm vom Anus entfernt (309-479), damit Abstand Vulva-Anus 3,22 mal so lang wie Schwanzlänge (2,7-3,58).

Terminale Schwanzborste etwa 18,9 μm (14,9 - 28,8) von der Spitze des Drüsenausführröhrchens entfernt.

<i>Plectus aquatilis</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	995	42,7	23,7	4,2	8,1	5,4	48,2	55,0	0,130
5%-Quantil	891	35,4	19,9	4,0	7,4	4,2	46,6	53,3	0,026
95%-Quantil	1190	54,8	27,8	4,7	8,8	6,2	50,0	57,2	0,223

5.2.2.3.2 *Plectus exinocaudatus*

Vermessene Juvenile: n = 8

Körperlänge 339 μm (318 - 487), a = 25,1 μm (22,1 - 30), b = 3,5 (3,4 - 3,9), c = 6,7 (5,9 - 8,2), b = 5,7 (4,9 - 6,7).

Die Mehrheit der 679 nicht bestimmten juvenilen Individuen der Gattung *Plectus* wird wohl dieser Art angehören.

Weibchen: n = 103, davon 44 gravid

Männchen: nicht beobachtet

Körperlänge 376 μm (324 - 447). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 0,7 μm (0,51 - 1,01), Seitenfeld etwa 2,9 μm breit (1,6 - 3,6); meist 4 Seitenlinien erkennbar.

Lippen im Mittel 4,8 μm breit (4,1-5,5), Lippen 2,5 μm hoch (2,1-3,6) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 2,1 μm lang (1,4-2,7), was 42,5% der Lippenbreite entspricht (28,2-57). Amphidenvorderrand im Mittel 9,4 μm von Vorderende entfernt (7,5-10,4), das ist etwa das 2-fache der Lippenbreite (1,5-2,3). Körper in Höhe der Amphiden 7,7 μm breit (6,8-8,6). Amphiden ösenförmig und ventral gewunden, ihr Durchmesser 2,4 μm (1,8-2,9), was 0,3% (0,23-0,37) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Das Stoma insgesamt 11,3 μm lang (7,9 - 14,5) und im vorderen erweiterten Bereich 1,4 μm breit (1 - 1,9), was das 0,3-fache der Lippenbreite ist. Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 13,6 μm breit (12,4-16,2), das ist das 2,69-fache der Lippenbreite (0-3,55). Oesophagus im Mittel 102 μm lang (89-114) und an seiner breitesten Stelle (Cardia) etwa 9,8 μm (8,3 - 10,9) breit, das 0,68-fache (0,62-0,74) der entsprechenden Körperbreite. Der Oesophagus ist etwa 10,1-mal länger als dick (9,5-11,8). Der Isthmus ist etwas schmaler als der Corpus, der Klappenapparat ist vom parietinus-artigen Typ.

Beide Gonaden sind antidrom umgeschlagen, der vordere Ast liegt rechts, der hintere links vom Darm.

Vordere Gonade etwa 43 μm lang (25-59), was 10,8% (7,1-15,2) der Gesamtkörperlänge entspricht, dazu Umschlag von etwa 28 μm Länge. Hintere Gonade etwa 45 μm lang (30-62), was 12,2% (8,8-83,7) der Gesamtkörperlänge entspricht; dazu ein Umschlag von etwa 34 μm Länge. Beide Gonaden füllen zusammen etwa 39,8% (30,2-53,3) der Strecke Cardia-Anus aus (Längen ohne Umschläge gerechnet). Körperbreite in Höhe der Vulva 16,2 μm lang (13-19,5), Vagina 5,3 μm lang (1,8-7,1), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,3

(0,11-0,49). Somatische Setae etwa 0,8 μm lang (0-2,42) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa 11,8 μm lang, dies entspricht 1,37 Analbreiten (1,03 - 1,69). Schwanz 62 μm lang (54-70), in Höhe des Anus 8,6 μm breit (7,3-10,1). Vulva etwa 133 μm vom Anus entfernt (113-163), damit Abstand Vulva-Anus 2,15 mal so lang wie Schwanzlänge (1,93-2,49).

Terminale Schwanzborste etwa 10,1 μm (6,5 - 12,5) von der Spitze des Drüsenausführröhrchens entfernt.

<i>Plectus exinocaudatus</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	376	16,3	23,1	3,7	6,2	7,0	48,2	57,5	0,130
5%-Quantil	324	12,8	20,8	3,5	5,5	6,3	46,2	55,3	0,026
95%-Quantil	447	19,5	28,7	4,1	6,8	8,3	50,8	60,1	0,223

Männchen: nicht beobachtet

5.2.2.3.3 *Plectus geophilus*

Juvenile: n = 1 dieser Art zugeordnet

Weibchen: n = 11, davon 3 gravid

Männchen: nicht beobachtet

Körperlänge 404 μm (359 - 447). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 0,64 μm (0,53 - 1,17), Seitenfeld etwa 3,4 μm breit (1,3 - 3,8); meist 2 Seitenlinien erkennbar.

Lippen im Mittel 5,7 μm breit (4,8-5,7), Lippen 2,4 μm hoch (1,9-3,2) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 1,5 μm lang (1,1-2,2), was 26,3% der Lippenbreite entspricht (20,4-45,6).

Amphidenvorderrand im Mittel 7 μm von Vorderende entfernt (6,3-9,2), das ist etwa das 1,2-fache der Lippenbreite (1,1-1,9). Körper in Höhe der Amphiden 7,4 μm breit (6,5-7,8). Amphiden ösenförmig und ventral gewunden, ihr Durchmesser 1,9 μm (1,4-2,3), was 0,26% (0,2-0,3) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Das Stoma insgesamt 13 μm lang (9,4 - 13,6) und im vorderen erweiterten Bereich 1,8 μm breit (1,2 - 2,5), was das 0,34-fache der Lippenbreite ist.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 13,4 μm breit (13-14,9), das ist das 2,34-fache der Lippenbreite (2,28-3,1).

Oesophagus im Mittel 120 μm lang (101-123) und an seiner breitesten Stelle (Cardia) etwa 10 μm (9,3 - 10,9) breit, das 0,71-fache (0,67-0,73) der entsprechenden Körperbreite. Der Oesophagus ist etwa 10,9-mal länger als dick (9,4-11,3).

Der Isthmus ist etwas schmaler als der Corpus, der Klappenapparat ist vom parietinus-artigen Typ.

Beide Gonaden sind antidrom umgeschlagen, der vordere Ast liegt rechts, der hintere links vom Darm.

Vordere Gonade etwa 46 μm lang (32-58), was 10,6% (8,2-14,3) der Gesamtkörperlänge entspricht, dazu Umschlag von etwa 38 μm Länge. Hintere Gonade etwa 60 μm lang (38-64), was 14,7% (10-16,8) der Gesamtkörperlänge entspricht; dazu ein Umschlag von etwa 31 μm Länge.

Beide Gonaden füllen zusammen etwa 40,2% (31,8-50,2) der Strecke Cardia-Anus aus (Längen ohne Umschläge gerechnet).

Körperbreite in Höhe der Vulva 17,1 μm (17-17,3), Vagina 5,2 μm lang (4,2-6,4), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginalänge ist 0,31 (0,25-0,37). Somatische Setae etwa 1,43 μm lang (0,66-2,4) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa 12,3 μm lang, dies entspricht 1,38 Analbreiten (1,14 - 1,68). Schwanz 40 μm lang (32-62), in Höhe des Anus 9,4 μm breit (8,2-9,7). Vulva etwa 149 μm vom Anus entfernt (133-170), damit Abstand Vulva-Anus 4,07 mal so lang wie Schwanzlänge (2,4-4,17).

Terminale Schwanzborste etwa 8,3 μm (0,2 - 13,9) von der Spitze des Drüsenausführröhrchens entfernt.

<i>Plectus geophilus</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [μg]
Median	404	15,2	28,3	3,6	10,7	4,2	53,4	58,9	0,130
5%-Quantil	359	12,1	22,8	3,3	6,5	3,8	48,6	57,3	0,026
95%-Quantil	447	17,2	32,8	3,8	11,4	6,9	54,8	60,2	0,223

Männchen: nicht beobachtet

5.2.2.3.4 *Plectus minimus*

Juvenile: Keine dieser Art zugeordnet

Weibchen: n = 15, davon 4 gravid

Männchen: nicht beobachtet

Körperlänge 325 μm (294 - 347). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 0,64 μm (0,35 - 0,86), Seitenfeld etwa 2,6 μm breit (1,9 - 4,7); meist 4 Seitenlinien erkennbar.

Lippen im Mittel 4,6 μm breit (4-5,1), Lippen 2,4 μm hoch (2-3,2) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 1,8 μm lang (1,3-2,8), was 37,5% der Lippenbreite entspricht (30,5-54,9).

Amphidenvorderrand im Mittel 9,1 μm von Vorderende entfernt (8,1-10,6), das ist etwa das 2-fache der Lippenbreite (1,6-2,5). Körper in Höhe der Amphiden 7,5 μm breit (6,8-8). Amphiden ösenförmig und ventral gewunden, ihr Durchmesser 2,3 μm (2-2,7), was 0,31% (0,26-0,38) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Das Stoma insgesamt 11,7 μm lang (9,1 - 13,2) und im vorderen erweiterten Bereich 1,3 μm breit (0,9 - 1,9), was das 0,27-fache der Lippenbreite ist.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 14,8 μm breit (14,8-14,8), das ist das 0-fache der Lippenbreite (0-1,2).

Oesophagus im Mittel 92 μm lang (85-97) und an seiner breitesten Stelle (Cardia) etwa 9,8 μm breit, das 0,67-fache der entsprechenden Körperbreite. Der Oesophagus ist etwa 9,5-mal länger als dick.

Der Isthmus ist etwas schmaler als der Corpus, der Klappenapparat ist vom parietinus-artigen Typ.

Beide Gonaden sind antidrom umgeschlagen, der vordere Ast liegt rechts, der hintere links vom Darm.

Vordere Gonade etwa 43 μm lang (24-50), was 14,1% (7,5-14,5) der Gesamtkörperlänge entspricht, dazu Umschlag von etwa 42 μm Länge. Hintere Gonade etwa 34 μm lang (31-46), was 63% (36-75,2) der Gesamtkörperlänge entspricht; dazu ein Umschlag von etwa 60 μm Länge.

Beide Gonaden füllen zusammen etwa 47,2% (31,8-48) der Strecke Cardia-Anus aus (Längen ohne Umschläge gerechnet).

Körperbreite in Höhe der Vulva 16,9 µm, Vagina 3,4 µm lang, das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,2 (nur bei einem Individuum vermessen).

Rektum etwa 11 µm lang, dies entspricht 1,39 Analbreiten (1,11 - 1,55). Schwanz 56 µm lang (49-60), in Höhe des Anus 8,5 µm breit (6,9-9,7). Vulva etwa 113 µm vom Anus entfernt (98-124), damit Abstand Vulva-Anus 1,98-mal so lang wie Schwanzlänge (1,79-2,3).

Terminale Schwanzborste etwa 9,7 µm (8,5 - 10,7) von der Spitze des Drüsenausführröhrchens entfernt.

<i>Plectus minimus</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	325	13,7	23,7	3,5	5,8	6,6	48,6	58,4	0,130
5%-Quantil	294	12,5	19,5	3,3	5,4	6,0	46,3	56,5	0,026
95%-Quantil	347	16,1	25,4	3,9	6,6	7,3	50,6	60,7	0,223

Männchen: nicht beobachtet

5.2.2.3.5 *Plectus parvus*

Juvenile: Keine dieser Art zugeordnet

Weibchen: n = 15, davon 1 gravid

Männchen: nicht beobachtet

Körperlänge 486 µm (417 - 599). Ringelung deutlich: Ringelbreite etwa 0,68 µm (0,48 - 0,96), Seitenfeld etwa 3,9 µm breit (3,5 - 4,5); meist 4 Seitenlinien erkennbar.

Lippen im Mittel 6,8 µm breit (5,9-7,2), Lippen 2,9 µm hoch (2-3,4) und nicht abgesetzt. Labiale Setae ca. 2,3 µm lang (1,7-2,9), was 34,1% der Lippenbreite entspricht (23-46,7).

Amphidenvorderrand im Mittel 11,2 µm von Vorderende entfernt (10,2-11,9), das ist etwa das 1,6-fache der Lippenbreite (1,5-1,9). Körper in Höhe der Amphiden 9,8 µm breit (9,2-11,2).

Amphiden ösenförmig und ventral gewunden, ihr Durchmesser 2,3 µm (2-3), was 0,24% (0,19-0,29) der Körperbreite in Höhe der Amphiden entspricht.

Das Stoma insgesamt 13 µm lang (10,3 - 17,7) und im vorderen erweiterten Bereich 2 µm breit (1,8 - 2,5), was das 0,29-fache der Lippenbreite ist.

Körper am Proximalende des Oesophagus (Cardia) 18,8 µm breit (18,4-20), das ist das 2,81-fache der Lippenbreite (0,67-3,13).

Oesophagus im Mittel 125 µm lang (112-155) und an seiner breitesten Stelle (Cardia) etwa 11,7 µm (10,9 - 12,5) breit, das 0,62-fache (0,6-0,64) der entsprechenden Körperbreite. Der Oesophagus ist etwa 10-mal länger als dick (9,4-10,6).

Der Isthmus ist etwas schmaler als der Corpus, der Klappenapparat ist vom parietinus-artigen Typ.

Beide Gonaden sind antidrom umgeschlagen, der vordere Ast liegt rechts, der hintere links vom Darm.

Vordere Gonade etwa 55 µm lang (29-67), was 10,8% (6,8-12,5) der Gesamtkörperlänge entspricht, dazu Umschlag von etwa 45 µm Länge. Hintere Gonade etwa 60 µm lang (37-78), was 11,7% (8,6-15,5) der Gesamtkörperlänge entspricht; dazu ein Umschlag von etwa 49 µm Länge.

Beide Gonaden füllen zusammen etwa 36,5% (24,1-41,7) der Strecke Cardia-Anus aus (Längen ohne Umschläge gerechnet).

Körperbreite in Höhe der Vulva 23,3 µm (22,9-23,7), Vagina 7,5 µm lang (6,9-8), das Verhältnis Vulvakörperbreite zu Vaginallänge ist 0,32 (0,3-0,34). Somatische Setae etwa 1,45 µm lang (1,43-1,48) (nur bei einigen Individuen vermessen).

Rektum etwa 14,6 µm lang, dies entspricht 1,17 Analbreiten (1,04 - 1,27). Schwanz 57 µm lang (46-69), in Höhe des Anus 12,8 µm breit (10,7-14,2). Vulva etwa 181 µm vom Anus entfernt (152-232), damit Abstand Vulva-Anus 3,33 mal so lang wie Schwanzlänge (2,71-4,01).

Terminale Schwanzborste etwa 11,7 µm (9,5 - 16,2) von der Spitze des Drüsenausführröhrchens entfernt.

<i>Plectus parvus</i>	BL	BW	a	b	c	c'	V	V'	WW [µg]
Median	486	20,8	23,7	3,9	8,4	4,5	50,7	57,1	0,130
5%-Quantil	417	17,8	20,7	3,6	7,6	3,8	48,6	55,5	0,026
95%-Quantil	599	23,3	27,0	4,2	10,3	5,4	51,9	59,4	0,223

Männchen: nicht beobachtet

5.3 Diskussion

Die Taxonomie der Nematoden war immer schwierig. Kompetente Taxonomen sind selten, und die wenigen Experten können sich oft nicht auf einen gemeinsamen Standpunkt verständigen (siehe auch De Ley et al. 2006). Neue molekularbiologische Methoden sind auch an Nematoden angewendet worden, einerseits zur Aufklärung systematischer Zusammenhänge, andererseits zur Trennung verschiedener Varianten wirtschaftlich wichtiger pflanzenparasitischer Nematoden. Dass diese neuen Methoden zur befriedigenden taxonomischen Auflösung von Nematoden-Lebensgemeinschaften verwendet werden könnten, ist jedoch noch nicht abzusehen. Bis auf weiteres wird klassische taxonomische Arbeit und Artenkenntnis eine Grundvoraussetzung für ökologische Arbeit bleiben, sowohl in der Grundlagenforschung als auch im angewandten Bereich, zum Beispiel bei der Untersuchung möglicher Effekte von Chemikalien auf die Umwelt.

5.3.1 Abgrenzung taxonomischer Einheiten mittels Morphometrie

Morphometrische Daten werden seit dem Beginn der Nematodentaxonomie verwendet, die Erhebungsverfahren wurden im Laufe der Jahre verfeinert. Stock et al. 1997 digitalisierten morphometrische Daten pflanzenparasitischer Nematoden mit Hilfe einer Videokamera. Nach den publizierten Tabellen war die Genauigkeit dabei nur 1 µm. Auch De la Blanca et al. 1992 und Alphei 1995 verwendeten Bildanalyseverfahren, um die Nematoden digitaler Mikroskopaufnahmen zu analysieren. Verwendet wurden dabei aber eher grobe äußere Parameter; das menschliche Auge ist bei der Analyse feiner und von anderen Strukturen überlagerter Merkmale auch den heutigen Bildanalyseverfahren meist überlegen. Jacobs verwendete selbst ein Digitalisierbrett zur Analyse seiner Monhysteriden (Jacobs & Claeys 1987). Auch bei der Analyse morphometrischer Merkmale aquatischer Insekten werden Digitalisierbretter routinemäßig eingesetzt (Zwick 1986).

Es ist gefährlich, sich bei der Bestimmung auf morphometrische Merkmale allein zu beschränken. Gerade ein System wie das hier verwendete kann dazu verleiten, über die gut

handhabbaren quantitativen Merkmale qualitative Eigenschaften und charakteristische Strukturen aus dem Auge zu verlieren. Dabei sind messbare Merkmale keineswegs per se die aussagekräftigeren; ihre Variabilität kann insbesondere in Verbindung mit dichotomen Bestimmungsschlüsseln zu Fehlzuordnungen führen, die bei vorhandener intuitiver Formenkenntnis vermeidbar sind. Andererseits gelten gerade Monhysteriden als merkmalsarme Gruppe (Jacobs 1988). Dies gilt umsomehr bei parthenogenetischen Populationen wie denen des Breitenbaches, bei denen die ansonsten zur Artbestimmung verwendbaren Merkmale der männlichen Genitale nicht verwendet werden können. Hier blieb eine morphometrische Analyse der einzig gangbare Weg. Da der Autor sich der Gefahr eines "morphometrisch verengten" Horizontes bewusst war, wurde im Bestimmungssystem Raum für Freitexteingaben und für charakteristische qualitative Merkmale eingerichtet und gezielt nach letzteren gesucht. Im Rückblick ist jedoch festzustellen, dass keines der aufgenommenen Merkmale einen sicheren diagnostischen Wert hatte, da die Merkmalsausprägung auch bei nach allen morphometrischen Merkmalen der gleichen Art angehörigen Individuen variierte.

5.3.1.1 Beschreibende Statistik morphometrischer Merkmale

In den mir bekannten taxonomischen Arbeiten werden Merkmalsspannen meist durch Mittelwert, Minimal- und Maximalwert wiedergegeben. Als Mittelwert wird dabei der einfachen Berechnung halber generell das arithmetische Mittel verwendet oder sogar nur die Mitte der Spannweite zwischen Minimal- und Maximalwert angegeben. Diese Berechnung hat starke Schwächen bei Grundgesamtheiten, die einseitig begrenzt sind (z.B. durch einen Null-Wert, der nicht unterschritten werden kann (z.B. Harms 1988)), wie es bei fast allen morphometrischen Merkmalen der Fall ist. Die Daten der untersuchten morphometrischen Merkmale müssen nach theoretischen Überlegungen einer links-schiefen Häufigkeitsglockenverteilung folgen (Limpert et al. 2001). Dies bestätigte sich bei einzelnen Parametern der häufigsten Art des Breitenbaches, die daraufhin überprüft wurden.

In diesem Fall sollte besser der Median oder das geometrische Mittel angegeben werden. Bei kleinen Merkmalsspannen ist die Differenz zwischen arithmetischem Mittel und geometrischem Mittel vernachlässigbar klein. Bei weiten Merkmalsspannen wie z.B. einer Körperlänge zwischen 250 und 1000 μm (z.B. *Eumonhystera vulgaris* nach Jacobs 1988) kann das arithmetische Mittel dagegen erheblich vom geometrischen Mittel abweichen. Hierzu eine Modellrechnung am Beispiel von *E. vulgaris*: Das arithmetische Mittel lag 7,8 % über dem Median und 6,2 % über dem geometrischen Mittel. Wird der Mittelwert nur als Mitte der Spanne zwischen Minimal- und Maximalwert angegeben (im Beispiel Zentralwert = 625), so wäre die Abweichung vom realen arithmetischen Mittel 25 %, vom Median 34,8 % und vom geometrischen Mittel 32,8 %. Dies stimmt mit den allgemeinen Regeln über die Beziehungen unter verschiedenen Lagemaßen überein (z.B. Harms 1988, Eckey et al. 1992 oder Schwarze 1990, Sachs 1997). Insbesondere, wenn bei bereits beschriebenen Arten eine weite Spanne angegeben wird (oder nur wenige Individuen vermessen wurden) wird der Fehler erheblich. Daher wurde als „sachlich richtiger Mittelwert“ (Eckey et al. 1992) grundsätzlich der geometrische Mittelwert verwendet und bei der Errechnung von Spannen (s.o.) der vorhandene Wert als geometrisches Mittel interpretiert. Limpert et al. 2001 führen weiterhin aus, dass auch solche (quantitative "originale" Messwerte) aus der Physik oder

Biologie, die Normalverteilungskriterien gut erfüllten, alle genauso gut oder besser als log-normale Verteilung interpretiert werden können. Unter den von den Autoren geprüften Verteilungen war kein einziges Beispiel, bei dem die klassische Normalverteilungsfunktion besser gepasst hätte als die Log-normale Verteilung. Lediglich bei abgeleiteten Größen wie Differenzen, Summen, Mittelwerten oder anderen Funktionen aus originalen Verteilungen gab es Fälle, die nur einer Normalverteilung oder zumindest besser einer Normalverteilung als einer log-normalen Verteilung folgten (Limpert et al. 2001). Um dies für Relativparameter zu prüfen, wie sie in der Taxonomie der Nematoden häufig als Quotienten berechnet werden, wurden die Relativparameter a, b, c und c' der Monhysteriden als linear oder logarithmisch skalierte Histogramme analysiert. Die Beispiele sind möglicherweise durch die Präsenz verschiedener Arten und allometrisches Wachstum beeinflusst, insgesamt zeigte sich jedoch sehr eindeutig, dass auch hier eine schlechtere Übereinstimmung mit der Gauss'schen Normalverteilung als mit log-normaler Verteilung besteht. Auch Stock & Kaya 1996 fanden die morphometrischen Daten ihrer 7 vermessenen parasitischen Nematodenarten (Heterorhabditidae) nicht normalverteilt und logarithmierten die Daten vor der weiteren Analyse (die Principal Component Analysis PCA, Canonical Discriminant Analysis CAN, die Erstellung eines Klassifikationsschemas sowie eines Bestimmungsschlüssels in klassischer dichotomer Form beinhaltet, s.u.) (Stock & Kaya 1996).

5.3.1.2 Gattungsdefinitionen

Während die meisten Nematodengattungen erheblich besser definiert sind als die jeweiligen Arten (z.B. Bongers 1988, De Ley et al. 2006), ist innerhalb der Monhysteridae bereits die Differenzierung der Gattungen problematisch.

Von Andrassy 1981a, c, 1984a wird *Monhystrella* aufgrund der mittigen Vulva-Position abgegrenzt ($V < 54-55\%$). Weiterhin habe der Schwanz auf halber Strecke einen Knick nach dorsad. Der Oesophagus weise basal eine bulbusartige Schwellung auf. Jacobs 1988) gibt zusätzlich an, dass das Cheilostom stärker sklerotisiert sein soll als bei *Eumonhystera*, und dass die labialen Papillen in becherförmigen Erhebungen der Lippencuticula liegen. Weiterhin ist der Austrittskanal der Schwanzdrüsen nie spulenförmig.

Auch bei *Eumonhystera* sind sehr weit vorne liegende Vulven beschrieben worden (z.B. *E. longicaudatula*, $V = 54,2-64,0$ nach Jacobs 1988), die ebenfalls im Breitenbach auftrat). Die Merkmalsausprägung bei den beiden Gruppen überschneidet sich, allerdings ist eine Diskontinuität (Ausdünnung der Werte) zu beobachten (Abb. 24). Weiterhin ist problematisch, dass die Variabilität der Schwanzlänge in den allgemein verwendeten Relativparameter V (Vulvaposition [μm] geteilt durch Körperlänge [μm]) mit eingeht (über die Körperlänge). Ein hoher Anteil des Breitenbacher Materials hat mehr oder weniger stark fadenförmig ausgezogene Schwänze, was die Vulva, gemessen mit dem Relativparameter V, scheinbar nach vorne rücken lässt. Mehrere Untersuchungen (u. a. Zell 1984, Coomans & Raski 1988) haben bereits ergeben, dass gerade die Schwanzlänge äußerst variabel ist und daher auch als Merkmal nicht überbewertet werden sollte. Zur Abgrenzung von *Monhystrella*

und *Monhystera* sollte der Relativparameter V' verwendet werden (Vulvaposition [μm] geteilt durch Anusposition (=Körperlänge ohne Schwanz) [μm]).

Bulbusartige Schwellungen des Oesophagus treten ebenfalls auch bei *Eumonhystera* auf (z.B. *E. pseudobulbosa*) und dorsad abknickende Schwänze sind bei *Eumonhystera* ebenfalls beschrieben und sogar zur Artdiagnose herangezogen worden (*E. barbata*). Auch in diesem Fall ist die Merkmalsausprägung oft nicht eindeutig. Sturhan (nach Bongers 1988) fand eine Population mit nur schwach abknickenden Schwänzen, wie es auch für *Monhystrella macrura* typisch ist.

Strukturen der labialen Papillen sind allenfalls bei großen Arten und besonders gut fixiertem Material zu erraten, das Merkmal ist von mir am Breitenbachmaterial nicht nachvollziehbar. Gleiches gilt für die Unterschiede der Stoma-Struktur: Trichterförmige Strukturen treten oft als Fixierungsartefakte auf. Die Ausbildung des Ausführtrüchens der Schwanzdrüsen ist bei großen Formen wie *E. filiformis* oder *E. dispar* zu erkennen, aber nicht bei den kleinen Arten mit fadenförmigem Schwanz, die bei mir die häufigste Fraktion im Material darstellen. Damit ist es als Differenzialmerkmal zumindest bei der Anwendung auf Breitenbach-Material gleichfalls problematisch.

Die Trennung der Gattungen *Eumonhystera* und *Monhystera* kann im Einzelfall ebenfalls unsicher sein. Andrassy 1981a, 1984a trennt sie nach der Lage der Amphiden und der relativen Länge der Spikula, weiterhin der Körperlänge und dem Vorhandensein von Männchen (*Monhystera*) oder ihrem Fehlen (*Eumonhystera*: vorw. parthenogenetisch). Allerdings waren ihm bereits im Jahr 1984 vier *Eumonhystera*-Arten bekannt, bei denen Männchen - wenn auch selten - auftraten. Andererseits bilden auch *Monhystera*-Arten parthenogenetische Populationen. Im Breitenbach-Material wurden unter 5889 adulten Individuen insgesamt sechs Männchen gefunden, von denen fünf anhand der relativen Spikula-Länge (Andrassy 1984a) und ihrer geringen Größe der als parthenogenetisch charakterisierten Gattung *Eumonhystera* zugerechnet werden müssten; nur eines gehört der Gattung *Monhystera* an (gegenüber 715 *Monhystera* - Weibchen).

Beim lebenden Tier kann man Bewegungen der Amphiden entlang der Längsachse beobachten. Dadurch, dass die Amphiden zum Zeitpunkt der Fixierung an verschiedenen Positionen liegen können, variiert die Amphidenposition im fixierten Material stark. Dies wurde für eine andere Gattung, *Ethmolaimus* (Chromadorina) von Hirschmann 1955 ebenfalls beschrieben. Dennoch kann die Lage der Amphiden diagnostisch verwendet werden. Als einziges Merkmal zur Differenzierung von Gattungen ist sie jedoch problematisch.

Die Körperlängen der kleinsten als *Monhystera* eingestuften Arten überschneiden sich schließlich auf ganzer Länge mit der großen *Eumonhystera*-Arten.

Jacobs 1988 gibt als Differenzialmerkmal das Vorhandensein perioraler Stomaplättchen, vor allem aber Kristalloide (*Monhystera*) oder ihr Fehlen (*Eumonhystera*) an. Letzteres scheint für die im Breitenbach vorkommenden Arten in der Tat ein eindeutiges Merkmal zu sein, stellt aber eine neue und nicht allgemein akzeptierte Neudefinition der Gattung dar. Andrassy 1984 erwähnt im Gattungsschlüssel keine Kristalloide. Die m.E. sauberere Definition von Jacobs 1988 schränkt den Kreis der für die Gattung *Monhystera* in

Frage kommenden Arten ein, ohne dass dies jedoch auf die im Breitenbach vorkommenden Taxa Auswirkungen hätte.

5.3.1.3 Visuelle Überprüfung publizierter dichotomer Bestimmungsschlüssel mittels Punktwolkendarstellungen

Die vermessenen Daten wurden in Excel-Tabellen vereinigt und ausgewählte Parameter erst des ganzen Tiermaterials, später von abgrenzbaren Teilmengen mit Hilfe von Punktwolkendiagrammen (Beispiele Abb. 20 - Abb. 24) visuell gesichtet und mit existierenden Bestimmungsschlüsseln verglichen (Meyl 1960, Andrassy 1980, 1984, Jacobs 1987).

Die Wahl des Andrassyschen Schlüssels 1984a zur Demonstration seiner Untauglichkeit für das Breitenbachmaterial bedeutet nicht, dass dieser Schlüssel schlechter sei als andere; im Gegenteil: Andrassys Bestimmungswerke sind bis heute die umfassendsten für Monhysteriden und einige weitere Gruppen. Meyl 1960 enthält noch weniger Arten und versucht keine dichotome Auftrennung des Materials, was die Benutzung mühsam macht, Jacobs 1988 enthält zwar interessante neue Aspekte, aber Jacobs' Bestimmungsteil ist in sich so widersprüchlich, dass unklar ist, welche Variante hätte dargestellt werden sollen, eine praktische Nutzung des Bestimmungsteiles war unmöglich; allerdings waren die angegebenen Merkmale für die Vergleichsdatenbank wertvoll. Bongers 1988 Schlüssel enthält schließlich nur 4 *Monhystera*- und 6 *Eumonhystera* Arten, die im Schlüssel ebenfalls unzutreffend angeordnet sind. Alle genannten Bestimmungsschlüssel nutzen im Wesentlichen die gleichen Merkmale, nur in unterschiedlicher Reihenfolge und Kombination. Jacobs nutzt häufig auch qualitative Merkmale wie das Vorhandensein perioraler Plättchen, Ocellen oder Kristalloide, was im Prinzip zu begrüßen ist. Allerdings sind gerade die perioralen Plättchen und Mundhöhlenstrukturen oder Ocellen, die er zur Gattungsdifferenzierung verwendet, im routinemäßig fixierten Breitenbachmaterial nur ausnahmsweise erkennbar, so dass diese Merkmale praktisch nicht für eine Bestimmung geeignet waren. Die Variabilität der klassischen morphometrischen Merkmale erschwert ihre Nutzung ebenso wie die Tatsache, dass oft nur die Kombination mehrerer Merkmale eine sichere Aufteilung erlaubt, was die Bestimmung sehr komplex macht. Dazu kommen Ärgernisse wie dass der eine Autor einen Wert "Vulva-Anus-Strecke geteilt durch Schwanzlänge" angibt, während der andere den Reziprokwert, also die "Schwanzlänge geteilt durch Vulva-Anus-Strecke" gibt, was bei paralleler Verwendung beider Schlüssel die Irrtumswahrscheinlichkeit weiter erhöhte. Die entwickelte Makroprogrammierung nahm dem Bearbeiter die mühsame und fehlerträchtige Abgleichung verschiedener Parameter mit verschiedenen Beschreibungen ab und ermöglichte erst den erreichten Grad taxonomischer Auflösung.

5.3.1.4 Alternative Optionen zur Abgrenzung von taxonomischen Einheiten

Einleitend sei bemerkt, dass ich in der Wahl computerisierter Verfahren von vorneherein stark eingeschränkt war. Folgende Aspekte sollte das System von Anfang an erfüllen:

- bereits während der Datenaufnahme, also bereits bei der Vermessung und Bestimmung der Tiere verwendbar sein
- möglichst innerhalb von Excel funktionieren, ohne die Notwendigkeit anderer Programme und/oder Datentransfers
- mit einer nur geringen Teilmenge des zu erwartenden Materials bereits verwendbar sein.
- vorhandene Bestimmungsschlüssel integrieren, und wenn möglich die Option zur Modifikation anhand neuer Ergebnisse aufweisen

Diskriminanzanalyseverfahren erfordern zur initialen Analyse eine möglichst große (oder gar die ganze) Datenmenge, welche zunächst noch nicht zur Verfügung stand. Die Notwendigkeit, die Daten zunächst in ein anderes Format zu überführen und anschließend ein anders Computerprogramm zu starten, wäre bei der täglichen Bestimmungsroutine ohnehin nicht praktikabel gewesen.

Die hier entwickelte Bestimmungsroutine ist als aus diesen speziellen Anforderungen hervorgegangene pragmatische Lösung zu verstehen. Dass sich mit der erweiterten Version retrospektiv ganze Datensätze überprüfen ließen, war ein interessanter Nebenaspekt, der bei der Entwicklung jedoch nicht im Vordergrund stand.

Mit der hier entwickelnden Makroprogrammierung können prinzipiell keine neuen Formen entdeckt und abgetrennt werden. Wenn sich weitere Formen im Material verbergen, merkt man das nur an schlechten Übereinstimmungskoeffizienten oder Unbestimmbarkeit. Neue Formen können nur dadurch erkannt werden, dass man entweder aufgrund unbefriedigender Bestimmungsergebnisse oder anhand des sich entwickelnden Expertenblickes verschiedene Gruppen versuchsweise trennt oder beim Durchprobieren verschiedener Punktwolkenkombinationen auf abgrenzbare Einheiten stößt.

Um einer ungeordneten Datenmenge innewohnende Strukturen aufzudecken, könnten prinzipiell auch multivariate statistische Prozeduren angewendet werden, z.B. Klassifikationsanalysen (Cluster Analysis) oder Gradientenanalysen bzw. Ordinationsanalyseverfahren wie Canonical discriminant Analysis (CAN) oder Redundanzanalysen. Da sie im wesentlichen aber immer eine Reduktion der Dimensionen zum Ziel haben, sind die gängigen Verfahren bei der vorliegenden Komplexität ebenfalls nicht in der Lage, eine größere Zahl distinkter Einheiten zu erkennen und bei ihrer Definition zu assistieren. (Allerdings wurden Ordinationsverfahren bei der ökologischen Analyse der Daten erfolgreich eingesetzt, siehe Sektion 4). Es wäre lohnend, die morphometrischen Daten der Monhysteridae mittels Multiple Discriminance Analysis (MDA) retrospektiv zu bearbeiten. Während der praktischen Durchführung der Arbeit waren dazu weder Daten im erforderlichen Umfang noch das Know-how dazu vorhanden, später fehlte dazu die Zeit.

Versuchsweise wurde eine von Michael Obach programmierte neuronale Netzwerkssimulation (Obach 2003, Wagner et al., 2006) mit einer Teilmenge der vorhandenen Daten gespeist. Ein erster Lauf mit Datensätzen nur der Gattung *Eumonhystera* erbrachte keine verwertbaren Ergebnisse. Um das Prinzip auszuloten, wurde daraufhin ein reduzierter Datensatz verarbeitet, der zusätzlich zu den drei Monhysteriden-Gattungen auch noch die Gattung *Theristus* enthielt, für welche die gleichen Parameter wie bei den

Monhysteridae verwendet werden konnten, die sich aber deutlich von den Monhysteriden abhoben. In diesem Lauf konnten vier bis fünf Einheiten grob abgegrenzt werden, und es zeigte sich, dass von diesen Einheiten zumindest *Theristus* und Teile der Gattung *Monhystera* zugreifend abgegrenzt worden waren. Eine weitergehende Auftrennung gelang allerdings nicht, und da zu dem Zeitpunkt bereits bekannt war, dass sich über 20 taxonomische Einheiten in dem Material verbargen, wurden weitere Versuche als nicht erfolgversprechend eingestellt.

5.3.1.5 Spezifität und Selektivität des Bestimmungsmakroprogrammes

Bei Indexsystemen wie dem hier programmierten besteht ein Spannungsverhältnis zwischen einerseits dem Ziel, einen möglichst hohen Anteil des Materials zuordnen zu können, andererseits Fehlzuordnungen zu vermeiden. Vier Hauptfehlerquellen können identifiziert werden:

- Die tatsächliche Variabilität der Merkmalsausprägung
- Ablese- und Messungenauigkeiten
- Fehler (unvollständige Messdatensätze, unerkannte Fehlmessungen)
- Fehlende oder nicht gut passende Matrizen (beschriebene bzw. neu abgegrenzte Arten)

An der Variabilität der Merkmale im Tiermaterial ist nichts zu ändern.

Die tatsächliche Messungenauigkeit hing von der absoluten vermessenen Strecke ab. Je kleiner die Messstrecke, desto größer der Messfehler: Über 80% aller Messungen wurden ohnehin bei der höchsten Vergrößerung (10 x 100-fach) vermessen. Eine stärkere Vergrößerung wäre theoretisch möglich, erhöht aus physikalischen Gründen jedoch nicht die Auflösung. Während der kombinierte Ablese- und Messfehler bei Längenmassen (z.B. Schwanzlänge) im Bereich von 0,5-2 % lag und damit in Vergleich mit der Variabilität des Materials vernachlässigbar klein war, wurde der Messfehler bei kurzen Strecken wie Amphidenposition oder der Länge labialer Setae erheblich und konnte bei kleinen Strecken 20% erreichen. Sowohl die optische Ablesegenauigkeit als auch die Führung des Cursors war bei diesen kleinen Strukturen erschwert. Bei der Kalibrierung zeigte sich, dass der Fehler durch Ablesen (z.B. Unschärfen der Amphiden) durchweg größer war als der eigentliche Messfehler: Eine Strecke von 2 μm konnte mit einem mittleren Messfehler von $\pm 3,06\%$ reproduzierbar gemessen werden, wenn man sich an Okularmikrometerstrichen orientierte. Wurde dagegen eine normal erkennbare Amphide wiederholt und von verschiedenen Richtungen vermessen, lag der mittlere Messfehler bei $\pm 10\%$. Da diese Problematik jedoch schon bei der Beschreibung der Arten gegeben war, sind bei kleinen Messstrecken oft entsprechend großzügigere Spannweiten angegeben, so dass die Messprobleme die Bestimmbarkeit nicht wesentlich beeinträchtigen sollten. Anders bei der Bewertung der Länge der labialen Setae, dargestellt auf der Ordinate der Abb. 22. Dieses Merkmal wird in allen relevanten Bestimmungswerken verwendet, seine Aussagekraft scheint anhand der Messungen am Breitenbachmaterial allerdings eher gering zu sein. Dies kann an allgemein unterschätzter Variabilität des Merkmales liegen, aber auch an der Schwierigkeit, nicht in einer optischen Ebene liegende, sondern diagonal zum Betrachter hin oder vom Betrachter

weg verlaufende Setae, die dann optisch verkürzt wirken, korrekt zu vermessen. Schließlich erwiesen sich bei einem Teil des Materials gallertige Ablagerungen als störend, welche bei nicht vollständig von Ludox befreiten Individuen als Folge einer Reaktion mit Formol entstehen können (siehe auch Hodda & Eyualet-Abebe, 2006). Möglicherweise gibt es durchaus Arten mit langen labialen Setae, bei denen die Verwendung des Merkmales sicher ist, im Breitenbachmaterial kamen solche Arten jedoch nicht vor. Die Verwendung dieses Merkmals als Kriterium für eine dichotome Trennung ziemlich am Anfang des Schlüssels wird jedoch als vermeidbare Fehlerquelle angesehen.

Fehlinterpretationen waren ein weiterer Unsicherheitsfaktor. Sie traten bisweilen bei ungünstiger Lage des vermessenen Individuums auf. So gibt es oft lange und kurze labiale Setae, und je nach Lage des Nematoden können mal nur die einen, mal nur die anderen erkennbar sein. Weiterhin ist insbesondere bei somatischen und labialen Setae die Problematik nicht in einer optischen Ebene gelegener Strukturen (s.o.) ausgeprägt. Bei ungünstiger Lage oder schlechter Fixierung können bestimmte Merkmale gar nicht erkannt werden. Weiterhin können z.B. filiforme, also sehr fein ausgezogene Schwanzenden, abgerissen sein, ohne dass dies optisch erkennbar ist; der Schwanz erscheint dann einfach kürzer und wird entsprechend vermessen. Auch können Quetschungen auftreten, wenn der Abstand zwischen Objektträger und Deckglas kleiner ist als der Nematodendurchmesser. Diese Artefakte sind nicht immer als solche erkennbar. Die Verwendung von Fadenstücken genormter Dicke von verschiedenen Netzgazen verringerte die Wahrscheinlichkeit des letztgenannten Fehlers, was aber nur die später präparierten Objektträger besser auswertbar machte.

Weiterhin traten Messirrtümer auf, zum Beispiel durch Vermessung in der falschen Reihenfolge. Bei den ersten 1500 Nematoden war eine weitere regelmäßige Fehlerquelle, dass mit einer anderen Vergrößerung vermessen wurde als im Datensatz angegeben wurde. Diese Fehlerquelle konnte nach Anschaffung eines neuen Mikroskops mit RS-232-Schnittstelle ganz ausgeschaltet werden, indem über die Schnittstelle die momentane Objektrevolverstellung und damit die verwendete Vergrößerung direkt in den Computer übertragen wurde. Die Digitalisierbretteinheiten konnten mit Hilfe von kalibrierten Faktoren direkt in Angaben in [μm] umgerechnet und als solche gespeichert werden.

Dennoch muss man davon ausgehen, dass ein gewisser Teil der Datensätze immer unvollständig oder fehlerhaft sein wird. Diese Tatsache musste bei der Definition der Vergleichskriterien berücksichtigt werden.

Im Lauf der Entwicklung des Makroprogramms kamen verschiedene Versionen zum Einsatz, die mehr oder weniger rigide zuordneten oder ablehnten (siehe Material und Methoden, 5.1.1.3, Computergestützte Bestimmung). Erste Prototypen nutzten binäre Variablen, ein Parameter konnte entweder übereinstimmen oder unvereinbar sein. Bereits mit diesem einfachen Prototyp konnte die Bestimmungserfolgsquote dadurch beeinflusst werden, wie eng man die Spannen neu abgegrenzter Arten fasste. Weitere Probleme ergaben sich aus Besonderheiten der Breitenbach-Populationen, die bei ansonsten gut übereinstimmenden Arten in einzelnen Parametern abwichen. So waren die Breitenbach-Individuen oft kleiner als die jeweiligen Arten nach den Beschreibungen sein sollten (das galt nicht nur für Monhysteriden).

In späteren Versionen wurden Kurvenfunktionen verwendet, um einen variablen Übereinstimmungsgrad der Bestimmungskriterien zu berechnen. Dieser Ansatz kann als dem fuzzy-logic Konzept zugehörig angesehen werden (Zadeh 1965, Duft 2003, auch Wikipedia 2007¹⁴) wenn die entsprechende simplizistische Definition verwendet wird (siehe Wikipedia "Fuzzy logic"). Es geht bei diesen Systemen nicht darum, Übereinstimmung oder Nicht-Übereinstimmung eindeutig zu berechnen, sondern darum, unpräzise und möglicherweise sogar fehlerhafte Datensätze ebenfalls unscharfen Arrays zuzuordnen. Fuzzy logic hat den Ruf, eine ad-hoc "quick and dirty" (Wikipedia 2007) Methode zu sein, die in den meisten Fällen durch eine statistisch überlegene probabilistische Methode ersetzt werden könne. Diese Kritik ist im Kern richtig, genauso aber ihr Gegenargument, dass bei fehlender Information über die zugrundeliegenden Mechanismen des zu untersuchenden Systems die Entwicklung einer statistisch sauberen probabilistischen Methode beliebig aufwendig bis unmöglich werden kann. Weiterhin können fuzzy-logic-Funktionen so programmiert werden, dass auch bei völlig unerwarteten Konstellationen, die von einem klassischen System mit einer Fehlermeldung quittiert würden, noch sinnvolle Entscheidungen getroffen werden, was den Einsatz von fuzzy-logic bei sicherheitsrelevanten Regelsystemen wie ABS Bremsen zur Methode der Wahl werden ließ (Wikipedia 2007).

Ein fuzzy-logic-Systemen immanentes Problem ist, dass das Ergebnis zunächst ebenfalls nur eine ungefähre Annäherung ist. Im konkreten Fall, dass jedes Individuum, und sei es noch so unterschiedlich von allen Beschreibungen, einen gewissen Übereinstimmungsgrad mit jedem Matrizendatensatz hat. Einer dieser Datensätze hat dann die größte Übereinstimmung, und würde als Bestimmungsvorschlag ausgegeben. Um dies zu vermeiden, wurden dem fuzzy-logic Ergebnis deterministische Kontrollfunktionen nachgestellt (als "defuzzycation" bezeichnet), um am Ende des Prozesses ein eindeutiges Ergebnis zu erhalten, in dem Fall die Einstufung als "Unbestimmbar". Dieses Ergebnis sollte nicht nur logisch eindeutig, sondern auch sachlich sinnvoll sein. Als defuzzycation-Funktionen wurden eingesetzt a) ein Mindest-Übereinstimmungsgrad aller verglichenen Parameter (<Compresult>) von 0,4, b) die Definition von Ausschlusskriterien für jeden Parameter als absolute Minimal- und Maximalwerte. Ausschlusswerte wurden als das 1,5-fache des Streuungsmaßes definiert, außerhalb dessen der Vergleichsversuch als unvereinbar abgebrochen wurde. Dies führte zwar zu einer höheren Zahl nicht bestimmbarer Individuen, aber zu einer größeren Selektivität, also mehr Bestimmungssicherheit für die Individuen mit guten Übereinstimmungen.

¹⁴ A fuzzy control system is a control system based on fuzzy logic - a mathematical system that analyzes analog input values in terms of logical variables that take on continuous values between 0 and 1, in contrast to classical or digital logic, which operates on discrete values of either 0 and 1 (true and false) [...] fuzzy logic has the advantage that the solution to the problem can be cast in terms that human operators can understand, so that their experience can be used in the design of the controller. This makes it easier to mechanize tasks that are already successfully performed by humans.

From: Wikipedia 2007, http://en.wikipedia.org/wiki/Fuzzy_control_system.

Ein Individuum mit verkürztem Schwanz wird nach dieser Abfrage allerdings immer als unbestimmbar eingestuft werden. Um auszuloten, inwieweit solche Fehler relevant waren, wurde mit weiteren Modifikationen experimentiert, bei denen das Makro so definiert wurde, dass ein bis zwei Unvereinbarkeiten bei großen Datensätzen (mehr als 30 vergleichbare Parameter) noch erlaubt waren und trotzdem ein Übereinstimmungskoeffizient berechnet wurde. Mit dieser Modifikation wurden für weitere 200 Individuen Bestimmungsergebnisse erhalten. Eine Überprüfung ergab, dass diese Gruppe auch Individuen enthielt, die gleich bei mehreren Parametern in der Peripherie der allgemeinen Verteilung der Art lagen und daher entweder als aberrant oder möglicherweise doch anderen, vermutlich unbeschriebenen Arten angehörig einzustufen sind. Diese zeichneten sich dann durch schlechte Übereinstimmungskoeffizienten mit Werten bis zu 0,6 aus. Bei anderen Individuen war es dagegen tatsächlich nur ein abweichender Wert, der ohne die Sonderregelung zum Ausschluss geführt hatte. Ob eine solche Aufweichung der deterministischen Kontrollfunktion sinnvoll ist oder nicht, bleibt Ermessenssache. Ich habe letztlich beide defuzzycation-Optionen kombiniert und nur solche Bestimmungsergebnisse zugelassen, deren Übereinstimmungskoeffizient unter 0,4 lag. Dies war ein nicht weiter begründbarer Erfahrungswert, den man auch anders hätte wählen können.

Die Ergebnisnummer (als Maß für den Gesamt-Übereinstimmungsgrad) lag bei sicher zuzuordnenden Individuen zwischen 0,05 und 0,2. Für verschiedene Beschreibungen der gleichen Art wurden oft ähnlich hohe Ergebnisnummern ermittelt, schlechtere Übereinstimmungsgrade dagegen bei zweit- und drittbesten Zuordnungen. Dies unterstützt die Einschätzung, dass das Bestimmungsverfahren robust war und auch bei unakkuraten Datensätzen und Beschreibungen zu reproduzierbaren Ergebnissen führte.

5.3.1.6 Zuordnung juveniler Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit

Nur ein kleiner Teil der juvenilen Monhysteriden war bestimmbar, bei den übrigen konnten jedoch nur Adulte Arten zugeordnet werden. Dies erschwert die vergleichende Analyse der Häufigkeiten der verschiedenen Gruppen, da bei zusammenfassender Darstellung der Abundanzen nach Arten die unverkennbaren Arten überrepräsentiert erscheinen würden. Daher werden juvenile Individuen oft dem Anteil der Adulten entsprechend den Arten zugeordnet, um Anteile einzelner Arten oder Gattungen an der Gesamtlebensgemeinschaft darzustellen zu können. Bei dieser Herangehensweise geht allerdings ein Teil der Information, z.B. unterschiedliche Habitate verschiedener Stadien der gleichen Art, verloren. Mit den Parametern Körperlänge, Dicke und dem Quotienten daraus (dem Proportionsmaß "a") standen aber weitere Daten aller - auch juveniler - Individuen zur Verfügung. Um diese Information auch zu nutzen, wurde bei der Gattung *Eumonhystera* ein kombinierender Versuch der Zuordnung sowohl nach morphometrischen Merkmalen als auch nach Häufigkeiten unternommen. Das Prinzip ist, dass innerhalb der juvenilen Individuen einer Probe viele Individuen auf eine Reihe von Arten eingegrenzt werden können, z.B. weil sie größer als kleinere Arten oder schlanker als einige plumpe Arten waren. Für die Probe betrachtet, wird eine Probe mit vielen kleinen oder plumpen Juvenilen eine andere Zusammensetzung haben als eine mit besonders vielen großen Exemplaren, für die eine

Zuordnung zu kleinen oder mittelgroßen Arten sachlich falsch wäre. Um diese Information auch zu nutzen, wurde ein verfeinertes Zuordnungsverfahren erprobt (siehe Material und Methoden). Dabei wurde vorausgesetzt, dass Juvenile einer Art mindestens etwa ein Drittel kürzer seien als die Adulten, und dass das Verhältnis zwischen Adulten und Juvenilen bei allen Arten etwa gleich sei. Weiterhin wurde dieser Zuordnungsversuch nur für häufige Arten der Gattung *Eumonhystera* unternommen, und nur für die probenweise Populationsanalyse dieser häufigen Arten verwendet. In die zusammenfassenden Darstellungen und z.B. Dominanzberechnungen gingen alle Arten mit den Proportionen der Adulten, bestimmbaren Individuen ein.

5.3.2 Taxonomische Auflösung

Ein Grundpostulat der modernen Ökologie ist, dass der Wert jeder ökologischen Felduntersuchung mit der taxonomischen Auflösung steigt. Viele Untersuchungen einschließlich der vorliegenden Arbeit haben deutliche Differenzen in der Habitatwahl bereits auf Artebene nachgewiesen, die bei geringerer taxonomischer Auflösung verborgen bleiben (z.B. Schwörbel 1987, Bohle 1995, Lampert & Sommer 1997, Wetzel 2001, Schmidt-Kloiber & Nijboer 2004)

Dem entgegen steht der erhebliche Aufwand der Bestimmung Adulte bei vielen Gruppen – nicht nur der Nematoden – bzw. die Unmöglichkeit der Bestimmung juveniler oder larvaler Stadien.

In der Nematologie sind daher verschiedene Bewertungssysteme entwickelt worden, meist Indices, die nur eine niedrigere taxonomische Auflösung voraussetzen (z.B. Bongers, 1990, Bongers, van der Meulen & Korthals 1995, Bongers & Yeates 1991, Yeates, 1971, Yeates, 1994, Yeates et al. 1993, Yeates & Bongers, 1999). Auch Bestimmung von Nematoden nur nach Ernährungstypen kann Informationen über die Lebensgemeinschaft geben (z.B. nach Heip, Vincx & Vranken 1985, Jensen 1987, Moens und Vincx 1997, Traunspurger 1997a, Wieser 1953, Yeates 1971, Yeates et al. 1993).

In der vorliegenden Studie wurde eine weitestmögliche Bestimmung zumindest der limnischen Arten angestrebt, und das erreichte taxonomische Niveau sollte auch bei der ökologischen Analyse verwendet werden. Da die Juvenilen jedoch oft unbestimmbar waren, war der vorliegende Datensatz hinsichtlich seiner taxonomischen Auflösung heterogen. Bei der statistischen Analyse (z.B. mit CANOCO) werden jedoch alle differenzierten Taxa gleich behandelt. Daher musste eine Entscheidung getroffen werden, ob die Gleichbehandlung nicht gleichwertiger Taxa in Kauf genommen werden sollte oder ob die Daten für die Analyse wieder auf höherer systematischer Ebenen vereinigt werden sollten, und wenn ja, dann auf welche Weise und ob dies bei allen Gruppen einheitlich gehandhabt werden sollte.

Für die Ähnlichkeits- und Diversitätsindices sowie für eine erste Reihe multivariater Analysen (Principle response curve) wurden die differenzierten Gruppen pragmatisch und

ohne allzuviel Rücksicht auf die Systematik in 99 taxonomische Einheiten¹⁵ zusammengefasst. Dabei wurden die häufigsten Arten auf Artniveau belassen und die Juvenilen so gut wie möglich zugeordnet (Monhysteridae, Tobrilinae, Plectinae), während individuenarme Gruppen der Rhabditina, Tylenchina oder Dorylaimina auf Gattungs- oder sogar Familienebene zusammengefasst wurden. Diese Zusammenfassung hatte generell keinen großen Einfluss auf die Zahl der Taxa pro Probe. Das wird darauf zurückgeführt, dass von den seltenen und zusammengefassten Gruppen ohnehin meist nur Einzelindividuen in einer Probe auftreten. Weiterhin ist zu bedenken, dass Arten, die mit niedrigen Anzahlen in einem geringen Anteil der Proben auftreten, bei multivariaten Analysen ohnehin niedrige "species weights" und damit wenig Einfluss auf das Modell und damit die ermittelten latenten Variablen haben. Näheres dazu unter Material und Methoden der Sektion C.

Bei den häufigen Arten ist der zusätzliche Aufwand dadurch gerechtfertigt, dass nur auf Artniveau die Unterschiede verwandter Arten hinsichtlich ihrer Habitatansprüche herausgearbeitet werden können und nur so die Struktur der Lebensgemeinschaft in ihrer ganzen Differenziertheit erkannt werden kann. Für aquatische Invertebraten haben Schmidt-Kloiber & Nijboer 2004 untersucht, ob das AQEM Expertensystem (letztlich eine auf internationaler Ebene fortgeführte Version des Saprobienindex) auch bei niedriger taxonomischer Auflösung zu vergleichbaren Ergebnissen kommt. Die Autoren stellten deutlich abweichende Einstufungen der Untersuchungsstellen in Abhängigkeit von der taxonomischen Auflösung fest und schlussfolgerten, dass zumindest das AQEM Assessment System mit Daten niedrigerer taxonomischer Auflösung nicht verwendet werden darf, da viele der zugrundeliegenden Bewertungsparameter auf autökologischen und artspezifischen Informationen beruhen, die auf Gattungsebene nicht anwendbar sind (Schmidt-Kloiber & Nijboer 2004). Es ist davon auszugehen, dass dies ein allgemeines Prinzip ist und auch für die Nematoden-Lebensgemeinschaft Gültigkeit hat.

¹⁵ 64 Einheiten bei ersten Läufen für die klassischen Indices, die summarisch dargestellt sind, Abb. 48.

6 Sektion C:

Die Ökologie der Nematoden im Breitenbach

6.1 Material und Methoden

6.1.1 Abundanzen und Umweltvariablen

Von terrestrischen und marinen Nematoden-Lebensgemeinschaften sind Zusammenhänge mit abiotischen Parametern, insbesondere Sedimentparametern bereits seit langem bekannt (z.B. Bongers 1990, Boucher 1980, Essink & Romeyn 1994, Marcotte & Coull 1974, Raffaelli & Mason 1981, Vivier 1978). Bei aquatischen Ökosystemen sind insbesondere Zusammenhänge mit dem Grad organischer Belastung untersucht worden. Diese Beziehungen zwischen Abundanzen und Umweltvariablen haben zur Entwicklung von Indices und ihrer Anwendung in ökologischen Studien geführt (z.B. Arthington et al. 1986, Bongers 1990, Bongers & Van De Haar 1990, Heininger et al. 2007, Kokordak 1969, Ocaña & Picazo 1991, Overhoff 1995, Prejs 1977a, b), Särkkä 1975, Straatsma 1977, Zullini 1974, 1976). Nun ist im Breitenbach der ökologische Gradient hinsichtlich organischen Gehaltes recht eng, da es keine anthropogene Belastung gibt, so dass von der Anwendung auf organische Verschmutzung optimierter Indices keine klaren Ergebnisse zu erwarten sind. Allerdings variieren sowohl abiotische Parameter als auch die Nematodengemeinschaft sowohl von Probenstelle zu Probenstelle als auch über die Zeit, so dass Zusammenhänge zwischen beiden durchaus zu erwarten sind. Daher lag ein Schwerpunkt des ökologischen Teils der Arbeit darauf, mögliche Zusammenhänge zwischen der Lebensgemeinschaft der Nematoden und gemessenen Sedimentparametern zu analysieren.

6.1.2 Datentransformation

Abundanzdaten wurden sowohl für klassische Tests (U-Test, H-Test, ANOVA) als auch für alle Ordinationen log-transformiert nach $\ln(A * \text{Abundanz} + 1)$, wobei Faktor A nach der Formel $A = 2/\min(x)$ berechnet wurde. $\min(x)$ ist die kleinste Abundanz > 0 im Datensatz¹⁶. Mit einem so bestimmten Faktor A wird erreicht, dass bei den transformierten Daten ein Wert von ca. 1 immer der geringsten gefundenen Abundanz entspricht (van den Brink & Ter Braak 1999). Da in der vorliegenden Arbeit $x(\min)$ in Abhängigkeit vom Kompensationskoeffizient variierte (weil der Wert, den ein einzelnes Individuum in einer

¹⁶ Mit $\min(x)$ ist der Wert bezeichnet, den ein einzelnes Individuum in einer Probe in der Datenbank annimmt, dieser ist bei ökologischen Untersuchungen oft 1, in denen $A = 2$ wird. Bei Verwendung anderer Einheiten (z.B. Ind/ml oder Ind/dm²) würden einzelne Individuen mit einer Abundanz von 0,05 oder 50 eingehen, wenn A nicht entsprechend angepasst würde.

Probe annahm, von der Extraktionseffizienz und dem Probenvolumen abhing), wurde ein mittleres $x(\min)$ von 1,385 zugrunde gelegt, wodurch Faktor $A = 2/1,385 = 1,444$ wurde. Parameter B wurde mit "1¹⁷" festgelegt, um bei Nullwerten Fehlermeldungen zu vermeiden und um bei den transformierten Daten einen deutlichen Unterschied zwischen einer Null-Abundanz und einem Nachweis zu erhalten. Auch für die graphischen Darstellungen von Abundanzdaten wurden logarithmische Skalierungen gewählt.

6.1.3 Frequenzhistogramme

Bei der Untersuchung von Generationszahlen und Stadiengrenzen können Frequenzhistogramme der Körperlänge hilfreich sein. Normalerweise werden die Klassen dabei linear skaliert, d.h. die Klassenbreite ist über den ganzen Wertebereich konstant. Bei allometrischem Wachstum und generell größeren Individuenzahlen am unteren Ende der Skala ist diese Skalierung nicht günstig, da bei den kleinen Individuen die Klassen eher zu grob sind, bei den selteneren großen dagegen Lücken mit nicht besetzten Klassen entstehen können, da die Klassenbreite dort zu schmal ist. Daher wurden Größenklassen mit progressivem (bzw. log-linearem) Inkrement berechnet, deren Klassenweite proportional zum Klassenmittel anstieg. Eine niedrige Klasse konnte von 160 – 180 μm definiert sein, die entsprechende Klasse doppelt so großer Individuen deckte dann den Bereich 320 – 360 μm und eine noch höhere 640 – 720 μm ab. Die Klassen waren frei skalierbar, anzugeben waren nur Minimum und Maximum der abzudeckenden Spanne und die gewünschte Anzahl der Klassen. Die Formeln wurden in Excel entweder mit mehreren Ebenen verschachtelter "if...then" – Bedingungen oder mit log-Transformation und Rück-Transformation der Klassengrenzen erstellt, das Ergebnis war dasselbe.

6.1.4 Univariate statistische Auswertung und Indices

Die Analyse wurde durch zeitliche und räumliche Heterogenität und erhebliche Variabilität von Probe zu Probe sowie teilweise fehlende Replikation erschwert, so dass in der Regel keine parametrischen Tests angewendet werden konnten (vgl. Siegel 1956, Sokal & Rohlf 1995). Dennoch wurden einige logarithmierte Abundanzdaten auf signifikante Unterschiede hin getestet. Mittels H-Test (Kruskal-Wallis) konnte zunächst getestet werden, ob Proben verschiedener Termine einer Grundgesamtheit entstammten und damit zusammen ausgewertet werden konnten. Im Anschluss wurde geprüft, ob in der so zusammengefassten

¹⁷ Einige Analysen wurden irrtümlich mit dem Parameter $B = 2$ berechnet, wodurch der Unterschied zwischen dem kleinstmöglichen Präsenzwert und einer Null-Abundanz bei den logarithmierten Daten etwas größer wird. Der erklärbare Anteil der Varianz verringerte sich durch diese Einstellung um bis zu 2% gegenüber der empfohlen Einstellung nach Van Den Brink et al. 1995 von $B = 1$, oft jedoch nur im Bereich der Nachkommastellen, weswegen entschieden wurde, die betroffenen Analysen nicht zu wiederholen.

Zeitserie signifikante Unterschiede zwischen den Terminen oder den Probenstellen bestanden (U-Test oder H-Test). Alle Abundanzdaten wurden vor Analyse log-transformiert, s.o..

Die Ergebniswerte klassischer und neuer Indices (Diversitäts-, Ähnlichkeits- und Störungsindices wie Shannon-Wiener-Index, Simpsons Index oder der Maturity-Index, um nur einige zu nennen) wurden teilweise ebenfalls mithilfe univariater statistischer Tests (U-Test, H-Test oder ANOVA) auf statistische Unterschiede hin geprüft, hier natürlich ohne vorherige log-Transformation.

Zum Hintergrund der gängigen o.g. Diversitäts- und Ähnlichkeitsindices sei auf ökologische Lehrbücher verwiesen, z.B. Margalef 1958, Pielou 1975, Magurran 1988, Begon et al. 1990, eine Zusammenfassung findet sich auch in Neher & Darby 2006.

Der Maturity-Index (MI) bezieht seine Information aus der Einstufen der Nematodenfamilien in fünf Klassen ökologischer Strategien (c-p – Gruppen für "colonizers" und "persisters" (Bongers 1990, Yeates 1994, Bongers et al. 1997, Bongers & Bongers 1998, Yeates & Bongers 1999). Diese beiden Pole des Gradienten können gut mit r- und K-Strategie umschrieben werden, (auch wenn Bongers 1990 diese Gleichstellung immer vermied, vgl. aber auch Hoess et al. 2006). Der MI wurde von der Beobachtung ausgehend entwickelt, dass in gestörten Böden r-Strategen abundanter sind als K-Strategen, und wurde frühzeitig auch auf aquatische Lebensgemeinschaften ausgedehnt (Bongers & Van De Haar 1990). Die im Breitenbach vorkommenden Familien wurden generell den c-p – Gruppen in Bongers & Bongers 1998 folgend eingestuft.

Weiterhin wurden multivariate Verfahren wie die Cluster-Analyse, eine dichotomisierte Ordinationsanalyse TWINSTAT (Hill 1979b) oder Ordinationstechniken wie die Hauptkomponentenanalyse (Principle Component Analysis, PCA) zur Erkennung von Mustern in der Lebensgemeinschaft angewendet. Zur Analyse möglicher Zusammenhänge zwischen der Struktur der Nematoden-Lebensgemeinschaft und den abiotischen Parametern sind derzeit Ordinationstechniken eine der Methoden der Wahl, (z.B. Jongmann et al. 1995), Birks et al. 1996, Goralczyk 1995, Goralczyk 1998, Bjørnlund et al. 2002, Hoschitz & Kaufmann 2004, Schaefers et al. 2006), da sie darauf abzielen, die Vielzahl komplexer Zusammenhänge auf wenige Dimensionen zu reduzieren und Zusammenhänge zwischen den Abundanzen und den Umweltvariablen aufzuzeigen.

6.1.5 Multivariate statistische Auswertung

6.1.5.1 Einführung in das Prinzip von Ordinationsanalysen

Die Prinzipien der in CANOCO möglichen Ordinationsanalysen sind im CANOCO-Handbuch ausführlich und, zusammenfassend in Ter Braak & Verdonschot 1995, van Den Brink et al. 1995, van den Brink et al. 1998, van den Brink & Ter Braak 1999 sowie vor allem Ter Braak & Šmilauer 2002 beschrieben, so dass hier nur kurz das Prinzip angerissen werden soll.

Aus geometrischer Sicht ist das Ziel einer Ordination die Reduktion von Dimensionen, (vgl. Hill 1979a), was durch das Erstellen 2-dimensionaler Karten des ursprünglich multidimensionalen Raumes der Proben erreicht wird. Wenn beispielsweise mehrere Proben mit insgesamt 10 verschiedenen Arten vorliegen, kann man sich jede Probe als einen Punkt in einem 10-dimensionalen Raum vorstellen, in dem die Achsen die Abundanzen der einzelnen Arten darstellen. Je näher zwei Punkte (Proben) in diesem multidimensionalen Raum zueinander liegen, desto ähnlicher sind sie und umgekehrt. Die Ordination versucht nun, aus diesem multidimensionalen Raum ein zweidimensionale Karte (Ordinationsplot) zu erstellen, die möglichst viel der ursprünglichen Information beinhaltet; insbesondere soll die Nähe zwischen den Punkten die Ähnlichkeit der Proben widerspiegeln. Die Achsen der so gezeichneten „Landkarte“ der Proben sind rein abstrakt. Sie sind aus Drehungen des ursprünglichen Koordinatensystems hervorgegangen und haben keine Einheit. Die erste Achse im Ordinationsplot, die die erste latente Variable (s.u.) abbildet, kann man sich vorstellen als die Richtung im ursprünglichen mehrdimensionalen Koordinatensystem, in der die Punktwolke der Proben die größte Ausdehnung hat. In anderen Worten, in dieser Richtung wird der stärkste Umweltgradient vermutet, da hier die größten Unterschiede zwischen den Proben auftreten. Die zweite Achse im Ordinationsplot wiederum ist diejenige, die senkrecht zur ersten Achsen die größten Unterschiede zwischen den Proben erfasst. Mit diesem Verfahren können mehrere Ordinationsachsen erstellt werden (Standard bei CANOCO: 4 Achsen). Gezeigt werden aber oft nur die ersten beiden Achsen.

In dieses Koordinatensystem latenter Variablen können entlang der gleichen Achsen Punkte für die Arten eingetragen werden. Die berechneten Punkte werden als "species scores" und "sample scores"¹⁸ berechnet, die im gleichen Koordinatensystem dargestellt werden können und dann als "biplot" bezeichnet werden. Je nach Einstellung der Analyse werden entweder die Abstände zwischen den Proben möglichst exakt angegeben oder die Korrelationen zwischen den Arten. Auch Kompromisskalierungen können verwendet werden. Die meisten Analysen wurden mit dem Focus auf Unterschiede zwischen den Proben berechnet.

Aus Regressions-Sicht sind Ordinationsverfahren iterative Berechnungsfolgen von Modellvariablen (im folgenden als latente Variablen bezeichnet, da den Datensätzen latent innewohnend), die analysierten Daten zugrundeliegende Prinzipien erfassen können. Die Berechnungsschritte sind im Prinzip aufeinanderfolgende Interpolations- und Regressionsschritte, in denen Abundanzen von Arten entlang von Umwelt-Gradienten mit Modellvariablen so eingegrenzt werden, dass der durch dieselben erklärbare Anteil an der Gesamtvarianz maximiert wird¹⁹. Ziel ist, neue Hauptkomponenten-Achsen ("Principal

¹⁸ Es wird darauf verzichtet, diese Begriffe zu übersetzen. Sie sollen hier als "Termini technici" für Ordinationsanalysen verstanden werden.

¹⁹ Dies gilt z.B. für die PCA. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass die latenten Variablen auch anders optimiert werden können, nämlich so, dass die Abstände zwischen den Proben optimal dem Abstand im originalen n-dimensionalen Raum entsprechen (MDS = Multi-Dimensional Scaling)... Das Prinzip wurde jedoch in der vorliegenden Arbeit nicht angewendet.

components") entlang der maximalen Varianz des Datensatzes zu berechnen, die die Spezies-Daten vorhersagen können. Die einzelnen Arten sind dabei nicht zu definierten Artengruppen zusammengefasst, sondern unterliegen fließender Einordnung. Die Ordination ist also eine spezielle Form der Gradienten- Analyse.

6.1.5.1.1 Lineare und unimodale Modelle

Ordinationsanalysen können nach zwei grundlegenden Prinzipien berechnet werden, nämlich indem sie eine lineare oder eine unimodale Abhängigkeit der Abundanz von den Umweltvariablen annehmen. Ein Beispiel für einen linearen Zusammenhang wäre, dass die Abundanz mit zunehmender Korngröße monoton zunimmt (oder umgekehrt), während das unimodale Prinzip eine glockenförmige Funktion entlang eines Umweltgradienten voraussetzt, also eine maximale Abundanz bei einem bestimmten Wert einer Umweltvariable und geringere Vorkommen ober- und unterhalb dieses Optimums. Die Parameter der Funktion (also Lage und Steilheit) wird für jede Art separat ermittelt (siehe Abb. 26). Bei dem linearen Modell werden Lage und Steigung durch einfache lineare Regression ermittelt (als Abundanz einer einzelnen Art in Abhängigkeit von der anzupassenden latenten Variablen), während im unimodalen Modell der Scheitelpunkt jeder Kurve durch "weighted averaging regression" ermittelt wird.

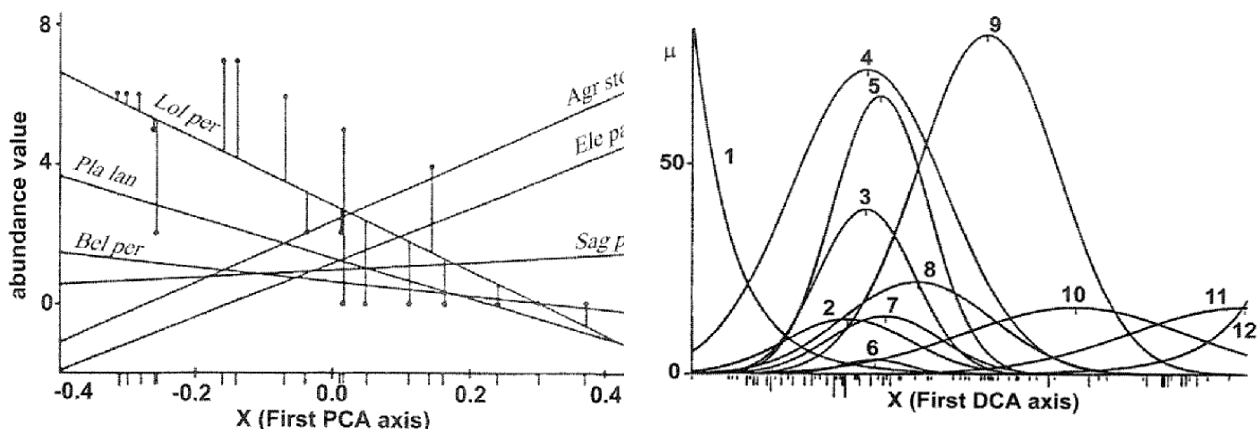


Abb. 26: Lineares Response-Modell (links) und unimodales Response-Modell (rechts)
Beispiele für 6 Arten ("Dune meadow-data", aus CANOCO-Handbuch, Ter Braak / Šmilauer, 2002). Die Linien bzw. Glockenkurven bezeichnen idealisierte Abundanzkurven entlang der in der Analyse ermittelten latenten Variable 1 (hier der ersten PCA-Achse des linearen und der ersten (D) CA-Achse des unimodalen Beispiels). Weitere Erläuterung siehe Text.

Das unimodale Prinzip ist theoretisch das umfassendere, da bei entsprechender Wahl des Optimums der Wertebereich, in dem reale Werte auftreten, immer durch einen entsprechenden Abschnitt einer Glockenkurve auch annähernd linear beschrieben werden kann. Wenn alle real auftretenden Werte jedoch deutlich ober- oder unterhalb des postulierten Optimums liegen, ist das lineare Modell das aussagekräftigere und einfachere. In realen Systemen können unimodale Zusammenhänge bei manchen Umweltparametern und lineare

bei anderen erwartet werden. Weitergehende Informationen über zugrundeliegende kausale Mechanismen könnten eine Differenzierung ermöglichen, lagen in der vorliegenden Arbeit jedoch nicht vor, so dass beide Modelle verwendet wurden. Das zugrundeliegende Modell war immer für alle Variablen dasselbe, also entweder komplett unimodal oder komplett linear.

6.1.5.1.2 Indirekte und direkte Methoden

Weiterhin ist prinzipiell zwischen zwei Analyseprinzipien zu unterscheiden, indirekten und direkten Verfahren.

Bei indirekten Verfahren werden die Umweltparameter nicht direkt in die Analyse miteinbezogen, die Lage der Proben (im Diagramm als "Samples" bezeichnet) wird allein durch die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft bestimmt, also aus Abundanzdaten. Die Methoden werden als indirekt bezeichnet, da die ermittelten latenten Variablen "sample scores" nicht direkt mit gemessenen Umweltparametern in Beziehung gesetzt werden. Umweltvariablen können aber anschließend mit den Ergebnisse der Ordination in Beziehung gesetzt werden, z.B. indem Korrelationen zwischen Umweltvariablen und den "sample scores", also den Koordinaten der Proben im Ordinationsplot bestimmt werden. Das indirekte Verfahren bedarf keiner besonderen Hypothese über Mechanismen, die die Lebensgemeinschaft beeinflussen könnten.

Beim direkten Verfahren gehen die Umweltparameter direkt in die Ordination ein, und zwar so, dass die latenten Variablen (die neuen Koordinaten der Proben im Ordinationsplot) nicht vollkommen frei aus den Abundanzdaten berechnet werden können, sondern Funktionen – in der Regel Linearkombinationen - der Umweltvariablen sein müssen. Wegen dieser Einschränkung wird dieser Typ der Ordination im Englischen auch als "constrained ordination" oder „canonical ordination“ bezeichnet. Die latenten Variablen werden so gebildet, dass sie einen größtmöglichen Teil der Gesamtvariabilität in den Proben erfassen, wobei die Einschränkungskriterien eingehalten werden müssen. Je größer der durch die latenten Variablen "erklärbare" Anteil der Gesamtvarianz ist, desto enger ist der postulierte Zusammenhang zwischen den Abundanzdaten und den gewählten Umweltvariablen. Besteht kein oder nur ein schwacher Zusammenhang zwischen den die Lage der latenten Variablen begrenzenden Umweltvariablen und der untersuchten Lebensgemeinschaft, ist der erfasste Anteil der Gesamtvarianz klein, z.B. unter 10%²⁰. Bei starken Gradienten, wie sie zum Beispiel bei Dosis-Wirkungs-Versuchen mit Schadstoffen beobachtet werden, können über 40% der Gesamtvariabilität auf Umweltvariablen (z.B. die Konzentration eines Insektizids) zurückgeführt werden (vgl. Analysen wie die von van den Brink et al. 1998, van den Brink & Ter Braak 1999, eigene Erfahrung mit Modellökosystemen, unpubliziert). Von der erklärten Varianz wird wiederum nur ein gewisser Anteil durch die beiden ersten Ordinationsachsen erfasst werden (und nur diese beiden werden normalerweise dargestellt). Wenn mehr als 30% der erklärbaren Varianz in der ersten beiden Achsen erfasst werden, sind

²⁰ 10% sind ein willkürliches Beispiel, kein Ausschluss-Kriterium. Auch in Fällen nur geringer erklärbarer Anteile können die Zusammenhänge signifikant sein, siehe Ergebnisse der Permutationstests.

die Zusammenhänge zwischen Umweltparametern und Besiedlung als deutlich anzusehen (vgl. Analysen wie die von van den Brink et al. 1998, van den Brink & Ter Braak 1999, eigene Erfahrung mit Modellökosystemen, unpubliziert.)

Aus der Kombination von indirekten und direkten sowie linearen und unimodalen Verfahren ergeben sich 4 Methoden, die angewendet wurden (Tab. 21)

Tab. 21: Verwendete indirekte und direkte sowie lineare und unimodale Verfahren

Verfahren	Indirekt, frei ("unconstrained")	Direkt (begrenzt durch erklärende Variablen)
Linear	PCA Principle Component Analysis	RDA Redundancy Analysis
Unimodal	CA Correspondence Analysis	CCA Constrained Correspondence Analysis

- Principle component analysis (PCA), die klassische lineare indirekte Methode, auch als Faktoren- oder Hauptkomponentenanalyse bezeichnet (hier werden inhärente Modellvariablen nur aus den Abundanzdaten berechnet, Umweltvariablen werden nicht ausgewertet)
- Redundancy Analysis (RDA), eine ebenfalls lineare, aber direkte Methode, bei der die Modellvariablen aus den Abundanzdaten der Lebensgemeinschaft als Kombination der Umweltvariablen berechnet werden. RDA wird auch als "reduced rank regression" bezeichnet und fällt zwischen multivariate multiple Regression und CCA, indem sie latente Variablen ("Achsen") nur für den Datensatz der Arten, nicht für den der Umweltparameter findet, was die Canonical Correlation Analysis (CCA, s.u.) ebenfalls tut (Ter Braak 1996a). Die ermittelten latenten Variablen sind auf maximale Übereinstimmung mit dem Datensatz der Abundanzen der Arten optimiert (s.u.).
- Correspondence Analysis (CA), eine unimodale indirekte Methode, bei der ebenfalls nur die Abundanzdaten analysiert werden
- Canonical Correspondence Analysis (CCA), eine unimodale direkte Methode, die der linearen RDA entspricht, jedoch darüber hinausgeht, als hier neue Ordinationsachsen abgeleitet werden, die sowohl die Varianz der Daten der Umweltparameter als auch simultan die Varianzen der Abundanzdaten ("Species data") in der Weise verknüpft, dass die berechneten latenten Variablen ein maximale Übereinstimmung hinsichtlich der Vorhersagekraft anstreben (Hommen, pers. Mittlg., Ter Braak & Šmilauer 2002).

6.1.5.1.3 Partielle Analyse und supplementäre Variablen

Bei den direkten Methoden wurde meist eine partielle Analyse durchgeführt. Das bedeutet, dass ein Teil der Umweltvariablen, an deren Beitrag zur Gesamtvarianz der Daten man nicht interessiert ist, explizit von der Berücksichtigung in das Modell ausgeschlossen werden. Je nach Fragestellung sind dies Variablen, bei denen kein struktureller

Zusammenhang mit den zu untersuchenden Mechanismen zu erwarten ist und von denen daher angenommen werden muss, dass ihre zusätzliche Variabilität den postulierten kausalen Zusammenhang nur maskieren würde. Solche „Kovariablen“ können verschiedene Replikate in einem "split-plot design", bestimmte Standortvariablen oder auch die Zeit sein. In der partiellen Analyse wird der Effekt der Kovariable an der Gesamtvarianz zunächst herausgerechnet und erst anschließend die Beziehungen zwischen den Abundanzdaten und den übrigen Umweltvariablen analysiert und auf wenige latente Variablen reduziert. Details dazu siehe Ter Braak 1996b. In dieser Arbeit wurde meist die Variable Zeit als Kovariable definiert.

Weiterhin wurden in bestimmten Analysen Umweltvariablen (nämlich die Variablen für die Probenstellen) als supplementäre Variablen definiert, was bedeutet, dass sie zunächst nicht in das Modell eingehen (dieses wird anhand der als Umweltvariablen definierten Parameter optimiert), sondern anschließend in das bestehende Modell integriert werden, also in das bestehende Koordinatensystem latenter Variablen projiziert werden. Zu Details sei wiederum auf Ter Braak & Šmilauer 2002 verwiesen.

6.1.5.1.4 Interpretation der Ergebnisse

Die Details der multivariaten Analysen sind am besten graphisch zu interpretieren, indem die berechneten Koordinaten der ersten beiden latenten Variablen als Punkte in einem Koordinatensystem dargestellt werden. Bei den direkten Methoden können "sample scores" nicht nur aus den Abundanzdaten berechnet werden, sondern auch aus den Umweltdaten. In dem Fall wurden acht Sedimentparameter als Spezies definiert. Die Werte wurden normalisiert, indem sie durch die Standardabweichung geteilt wurden (vgl. Ter Braak & Šmilauer 2002). Die Probenstellen gingen als supplementäre Dummy-Variablen in die Analyse ein. Weitere Einstellungen in CANOCO: PCA, Focus on inter-sample distances; no post transformation, center and standardize by "species", s.u.).

Weiterhin können auch die Umweltvariablen selbst in das Ordinationsdiagramm eingezeichnet werden. Meist werden sie dabei als Vektoren dargestellt, die im Ursprung des Diagramms beginnen und in die Richtung des Diagramms weisen, in der die Proben abgebildet sind, die am weitesten auf dem Gradienten der entsprechenden Umweltvariable liegen. Werden die drei verschiedenen Ergebniskategorien (Proben, Arten, Umweltvariablen) gleichzeitig dargestellt, wird das entsprechende Diagramm als "triplot" bezeichnet. Wenn mit Fokus auf den Abstand der Proben zueinander analysiert wird ("focus on sample distance"), sind die im Diagramm für jede Art eingetragenen Koordinaten ein Steigungsparameter, der in die Richtung weist, in die die Abundanz der Art am stärksten zunahm. Um dies zu betonen, werden die Arten dann oft als Vektoren dargestellt. Im "triplot" weisen sie dann nicht nur in die Richtung der Proben, in denen sie am häufigsten zu finden waren, sondern auch in die Richtung der Umweltvariable, mit der ihre Abundanz am stärksten korreliert war. Dies ist ein Aspekt, der sehr zur intuitiven Interpretierbarkeit der Ergebnisse beiträgt.

Das berechnete multivariate Modell enthält immer noch mehr Ebenen als graphisch dargestellt werden können. So werden von CANOCO generell vier latente Variablen

berechnet, also vier Achsen, immer nach der Regel, dass sie senkrecht zu der vorherigen stehen und damit mit dieser nicht korreliert sind. Man kann jedoch davon ausgehen, dass generell die entscheidenden Gradienten in den dargestellten ersten beiden Achsen erfasst werden. Die erste Achse wird generell so gewählt, dass sie den höchsten Anteil der Varianz erklären kann, die nächste so, dass sie den größtmöglichen Anteil der verbliebenen Varianz abdeckt usw..

Daneben können aus den ausgegebenen Werten zusammenfassende Kennwerte wie der Anteil erfasster Varianz pro Kategorie (Umweltvariablen, Co-Variable, supplementäre Variablen) und pro Achse berechnet werden. Weiterhin erlauben Permutationstests (s.u.) die Angabe der statistischen Signifikanz, entweder für das gesamte Modell oder für die in der ersten Achse erfassten Muster. Von vielen Analysen werden im Ergebnisteil nur diese summarischen Werte angegeben, um ein Maß für die Güte des entsprechenden Modells zu geben.

6.1.5.1.5 Sequenz von Analysen für diese Studie

Als erste Einschätzung möglicher Relevanz verschiedener gemessener abiotischer Parameter wurden die indirekten Methoden PCA und CA angewendet. Der Zusammenhang der Struktur der Lebensgemeinschaften mit den Umweltvariablen wurden durch Korrelations- oder Regressionsanalyse mit den Probenkoordinaten im Ordinationsplot ("Species-derived sample scores") untersucht.

Von Vortests abgesehen, wurden alle Tests generell mit den zu 99 Taxa zusammengefassten ("lumped") Abundanzdaten berechnet, zunächst für alle 105 nematologisch ausgewerteten Proben. Von diesen waren bei 46 Proben auch die Sedimentparameter bestimmt worden. Bei 48 weiteren Proben, die als weitere Replikate in unmittelbarer räumlicher Nähe der auf Sedimentparameter analysierten gesammelt worden waren und deren Sedimente sich visuell und taktil (Textur) nicht wesentlich von diesen unterschieden, wurde der Sedimentparametersatz der jeweiligen Nachbarprobe verwendet, so dass insgesamt 94 Proben mit Sedimentparametern ausgewertet werden konnten. Für den anschließenden Vergleich der "sample scores" mit den Sedimentparametern wurden zum einen die 46 Proben mit gemessenen Sedimentparametern und zum anderen zusätzlich die 48 Proben mit geschätzten Sedimentparametern (also insgesamt 94 Proben) berücksichtigt. Jede dieser zwei Varianten wurde einmal mit Abundanzdaten aller Stadien und einmal nur mit den Abundanzen der Adulten analysiert, so dass sich insgesamt 4 Redundanzanalysen ergaben. Auf die beiden Datensätze mit den Abundanzen der Adulten wurden zusätzlich noch Korrespondenzanalysen angewandt.

Weithin wurden die Analysen unter Ausschluss von 4 Ausreißerproben wiederholt ($n = 90$) sowie von 24 Proben des Unterlaufes, vor dem Winterhochwasser, da bei ihnen andere Muster vermutet wurden als bei der Gesamtheit der Proben.

RDA und CCA: Diese Tests wurden ebenfalls mit den zu 99 Taxa zusammengefassten ("lumped") Abundanzdaten berechnet, und zunächst wiederum in vier Varianten wiederholt, mit 94 oder 46 Proben und mit Abundanzen aller Stadien oder nur der adulten.

RDAs und CCAs wurden generell parallel mit den gleichen Datensätzen und Einstellungen berechnet wie folgt (vgl. auch Ter Braak & Šmilauer 2002)

- Focus scaling on: (meist sample distance, jedoch variierend, hat nur auf Skalierung der Ergebniswerte "scores" Einfluss, nicht auf die Richtung der Vektoren oder auf quantitative Ergebnisse wie erklärable Varianz)
- Scaling type: biplot (nur CCA), no post-transformation (nur RDA)
- Log-Transformierung der Abundanzdaten, $A = 1,444$; $B = 1^{21}$,
- Termine (als "dummy"-Variablen, sofern verwendet) von den erklärenden Umweltvariablen ausgenommen und als Kovariablen definiert
- Probenstellen (als "dummy" Variablen) als "supplemental" Variable definiert²²
- Forward selection: Automatic selection (sofern angewendet)
- Permutation: unrestricted, reduziertes Modell

Mit der Variante B (46 Proben, Abundanzdaten aller Stadien) wurden weitere Tests durchgeführt²³, um die Bedeutung der verschiedenen Sedimentparameter für die Nematodenbesiedlung weiter zu analysieren.

Zunächst wurden CCA und RDA unter Ausschluss der per Kreuzkorrelationsanalyse als am stärksten miteinander korrelierten Sedimentparameter wiederholt. Anschließend wurden binäre Variablen ("dummy variables") für die Probenstelle und den Probentermin eingeführt. Zum Beispiel wurde eine Variable A (Oberlauf) bei den Proben des Oberlaufes auf "1" gesetzt, bei den übrigen auf "0". Damit erhöht sich die Zahl der im Modell berücksichtigten Umweltvariablen für die Probenstellen um 3²⁴ (Oberlauf, Mittellauf, Unterlauf) auf 12. Entsprechend wurden 13 weitere Dummy-Variablen für die 13²⁴ Probennahmetermine eingeführt. Diese wurden allerdings grundsätzlich als Kovariable

²¹ B war bei einigen Analysen irtümlich auf 2 gesetzt, aber s.o. (Effekt vernachlässigbar)

²² Wenn die Option "Forward selection" gewählt ist, können in CANOCO keine zusätzlichen supplementären Umweltvariablen gleichzeitig berechnet werden; in den Fällen wurden die Probenstellen-Variablen von der Analyse ausgenommen.

²³ Die vorhergehenden Tests hatten generell die aussagekräftigsten Ergebnisse ergeben mit den Abundanzdaten aller Stadien, aber nur den 46 Proben, von denen selbst Sedimentparameter bestimmt worden waren

²⁴ Eigentlich sind es nur 2 bzw. 12 Dummy-Variablen, die analysiert werden, die letzte, also dritte bzw. dreizehnte ergibt sich immer zwangsläufig aus den anderen und wird daher von Canoco wegen Kolinearität nicht in der Analyse berücksichtigt, siehe Material und Methoden.

definiert, also als eine Quelle von Variabilität, die bei der Ermittlung der latenten Variablen herausgerechnet wurde. Die Probenstellenvariablen wurden entweder wie andere Umweltvariablen mit zur Anpassung des Modells verwendet, oder sie wurden als "supplementäre variable" definiert. In dem Fall wurde das Modell (die latenten Variablen) aus den übrigen 9 Umweltvariablen berechnet (wobei zwei wegen vernachlässigbar niedriger Varianz ausgeschlossen wurden) und die Kovariablen anschließend in das bestehende Modell integriert und wiederum geprüft, welcher Anteil an der Varianz durch dieselben erklärt werden kann.

Weiterhin wurden die Umweltvariablen mit der Option "forward selection" iterativ auf Erklärungsgehalt geprüft (mittels Permutationen, s.u.) und in jedem Schritt die jeweils aussagekräftigste der verbliebenen Variablen in das Modell integriert. Das Verfahren wird im Ergebnisteil an drei Beispielen näher erläutert. Da Zwischenergebnisse vermuten ließen, dass der Anteil erklärbarer Varianz mit dem Datensatz der Adulten möglicherweise doch höher sein könnte als der mit den Abundanzen aller Stadien ermittelte, wurde an dieser Stelle die Variante mit nur Adulten ebenfalls mit der Option "forward selection" durchgerechnet, und zwar sowohl als RDA als auch als CCA (diese Ergebnisse unterschieden sich nicht deutlich von den aus allen Stadien gewonnenen und werden nur tabellarisch aufgeführt).

Die Signifikanz der ermittelten ersten latenten Variable (Achse 1) wurde mit Monte Carlo Permutationstests in Kombination mit dem F-Test ermittelt (Ter Braak 1996, Ter Braak & Šmilauer 2002 und van den Brink et al. 2003). Im Zusammenhang mit unterschiedlicher Extraktions-Effizienz (siehe 4.2.3.5, S. 69) erlaubte die gleichförmige Anzahl von Replikaten in allen Gruppen die Permutation im Split-plot design (Ter Braak 1996a), was den Test schärfer machte. Bei den hier behandelten Analysen der Beziehungen zwischen Lebensgemeinschaft und Umweltvariablen konnte aufgrund der unterschiedlichen Anzahl von Replikaten nur frei²⁵ permutiert werden.

Abschließend wurde getestet, ob anstelle der gemessenen Sedimentparameter die integrierenden Variablen "Probenstelle" (wieder als dummy Variable) einen vergleichbaren Anteil der Gesamtvarianz erklären konnten.

Bei den direkten Methoden wie CCA und RDA ist die Auswahl der Umweltparameter mit entscheidend für das Ergebnis (Ter Braak & Šmilauer 2002)

Versuchsweise wurde eine Dummy-Variable "Flut_0-1", eingeführt, die für alle vor dem Winterhochwasser genommenen Proben auf "0" und für die danach auf "1" gesetzt. In Abhängigkeit von den Ergebnissen wurden weitere Varianten analysiert, bei der eine hyperbolische Funktion als hypothetische Umweltvariable eingeführt wurde, siehe Ergebnisse S. 288, Abb. 54.

²⁵ CANOCO- Einstellung "Unrestricted" für freie Permutationen

6.1.6 Umweltvariablen, die mit Nematodenabundanz in Beziehung gesetzt wurden

Folgende vorwiegend abiotische Umweltparameter wurden auf Korrelationen mit den logarithmierten Abundanz einzelner Taxa getestet (siehe Sektion A, 4.2.2.5, S.55 und Tafeln 1-39) sowie in den multivariaten Analysen berücksichtigt (Tab. 22). Weiterhin wurden für einige direkten partiellen Analysen (RDA, CCA) anstelle der ordinalen Variablen Termin und Ort drei Dummy-Variablen für die Probenstellen und 13 für die Termine verwendet.

Tab. 22: Übersicht über die näher analysierten Umweltvariablen (Sedimentparameter, Raum und Zeit)

Variable	Variable	Definition
Termin	Sample Date	Ordinale Variable (1-13) bzw. dummy variable
Korn Median	Grain Median	Median der Korngröße, auf Volumen basierend
Korn <0,18mm	Grain <0,18mm	Anteil der Partikel <0,18 mm (auf Volumen basierend)
75% Quant #	75% Quant #	75%-Quantil (bezogen auf Anzahl der Partikel)
Spez. Gewicht	Specific Weight	Gewicht der Sedimentprobe pro Volumen
Wassergehalt	Water Content	Wassergehalt bezogen auf Volumen
Mikrob. Akt.	Microbial. Act.	Glycerinphosphatanteil pro Volumen
Org. Mat.	Organic Cont.	Anteil organisches Material pro Nassgewicht
Flut_Vor_Nach	Flood_0_1	Dummy-Variable (0 oder 1)
Flut_seit	Flood_since	Funktion für Periode seit letztem Hochwasserereignis, hyperbolische Funktion (s. Abb. 54)
Ort ordinal	Site ordinal	Probenstelle, ordinale Variable (1-3) bzw. dummy variable

In der vorliegenden Untersuchung sollten Sedimentparameter quantifiziert werden, bei denen ein Zusammenhang mit der Nematodenbesiedlung zu erwarten war. Dazu gehörten granulometrische Daten und der Kohlenstoffgehalt sowie die leicht messbaren Parameter Spezifisches Gewicht und Wassergehalt, denen in der Literatur ein gewisser Einfluss auf die Nematodenbesiedlung zugesprochen wird (z.B. Bott & Kaplan 1989, Anderson 1992), Anderson 1992, Bazzanti 2000). Um den Faktor "Nahrung" besser eingrenzen zu können (untersucht auch in marinen Habitaten, z.B. Steyaert et al. 1999) und vor dem Hintergrund, dass die bakterienfressenden Monhysteriden stark dominierten, wurde der Phospholipidgehalt des Sedimentes als Maß für die mikrobielle Aktivität gemessen. (Zu dieser Methode siehe White et al. 1979, White 1993, Balkwill et al. 1988, Frostegaard et al. 1991, alle zitiert in Neumann 1995). Um einen von Traunspurger beobachteten Aspekt mit zu untersuchen, wonach ein Übermaß von besonders feinen mineralischen Partikeln die Abundanz von Bakterienfressern möglicherweise limitieren könnte, weil deren Nahrungsaufnahme durch die Partikel gestört ist (Traunspurger, pers. Mittlg.) wurden mittels Laser-Partikelzähler auch die feinsten Fraktionen des Sediments noch differenziert.

6.1.7 Taxonomische Auflösung bei der statistischen Interpretation

Vorläufige Analysen erfolgten auf Gattungsniveau, auf Artniveau, nur auf den Abundanzen Adulter basierend oder wie bestimmt. Die letztgenannte Option schloss alle ermittelten taxonomischen Einheiten ein. Deren Zahl ist höher als die der tatsächlich vorhandenen Gruppen, da kleine Juvenile nur einer höheren systematischen Gruppe zugeordnet werden konnten, obwohl die meisten einer bestimmaren Art angehört haben werden, was für diese Stadien jedoch nicht verifizierbar war. Als vierte Option wurden individuenärmere Gruppen zusammengefasst, während die höchste taxonomische Auflösung bei den häufigen Gruppen beibehalten wurde. Diese Zusammenfassung in 99 taxonomische Einheiten erwies sich als geeignet und wurde für alle weiteren Analysen verwendet. Für CANOCO wurden vier- bis achtstellige Kürzel vergeben, die von Canoco in den Ausgabelisten handhabbar sind. Die ersten vier Stellen stehen für die Gattung, die letzten vier für die Art, soweit angegeben. Höhere systematische Kategorien werden durch weniger als 4 Stellen gekennzeichnet. Die verwendeten Kürzel sind in Tab. 23 aufgelistet.

6.1.8 Verwendete statistische Software

In der vorliegenden Arbeit wurden Signifikanztests wie der t-test, Korrelationskoeffizienten oder Indices wie Shannon-Weaver, Simpsons oder Berger-Parker Index, Ähnlichkeitsindices nach Sørensen und Renkonen sowie der Maturity-Index nach Bongers in Excel (Versionen 95 und 2000, Microsoft Inc.) entweder mit Excel eigenen Funktionen oder mit dem Excel-Addon Winstat (Versionen '95 und 2001, Robert K. Fitch) berechnet. Einige Vortests und Signifikanztests wurden mit Toxrat 2,09 (H.T. Ratte, ToxRat Solutions GmbH, Alsdorf, Germany, www.toxrat.com) berechnet. Eine Cluster-Analyse wurde von mir selbst mit Winstat berechnet (Ergebnisse nur summarisch abgehandelt), eine TWINSPAN-Analyse (Two-way indicator species analysis) wurde von U. Hommen mit Community Analysis Package 2002 (Pisces Conservation Ltd., Pennington, UK, www.pisces-conservation.com) berechnet. Multivariate Analysen wurden generell mit CANOCO ("CANOnical Community Ordination", www.cpro.dlo.nl/cbw/canoco²⁶) berechnet, Version 4,5 (Ter Braak & Šmilauer, 2002) und Ausgabediagramme mit CanoDraw (Šmilauer, 2002), Excel oder einer Kombination beider erstellt.

²⁶ Distributed by Microcomputer Power (www.microcomputerpower.com)

Tab. 23 Für CANOCO vergebene Kürzel der zu 99 Taxa zusammengefassten Abundanzdaten

Kürzel	Taxon	Kürzel	Taxon
Achr	<i>Achromadora</i>	Iron	<i>Ironus</i>
Achrmico	<i>Achromadora micoletzkyi</i>	Lele	<i>Lelenchus</i>
Acrb	<i>Acrobeloides</i>	Male	<i>Malenchus</i>
Agleagri	<i>Aglenchus agricola</i>	Mch	Mononchidae
Alai	Alaimidae	Melo	<i>Meloidogyne</i>
Ang	Anguinidae	Micu	<i>Miculenchus</i>
Antn	<i>Anatonchus</i>	Mnch	<i>Mononchus</i>
Apcl	<i>Aporcelaimellus</i>	Mo	Monhysteridae
Apha	<i>Aphanolaimus</i>	Monh	<i>Monhystera</i>
Apho	Aphelenchoididae	Monhpalu	<i>Monhystera paludicola</i>
Apln	<i>Aphelenchus</i>	Monhsp02	<i>Monhystera</i> sp. 2
Aulooxyc	<i>Aulolaimus oxycephalus</i>	Monhsp03	<i>Monhystera</i> sp. 3
Bast	<i>Bastiana</i>	Monhsp04	<i>Monhystera</i> sp. 4
C	Chromadorea	Monhsp05	<i>Monhystera</i> sp. 5
Ccn	Criconematidae	Monhsp06	<i>Monhystera</i> sp. 6
Ce	Cephalobidae	More	<i>Monhystrella</i>
Cepb	<i>Cephalobus</i>	Moreaffm	<i>Monhystrella</i> aff. <i>macrura</i>
Cosl	<i>Coslenchus</i>	Moresp02	<i>Monhystrella</i> sp. 2
Cylicomm	<i>Cylindrolaimus communis</i>	Moresp03	<i>Monhystrella</i> sp. 3
D	Dorylaimida	Moresp04	<i>Monhystrella</i> sp. 4
Diph	<i>Diphterophora</i>	Mrm	Mermithidae
Dl	Dolichodoridae	Msdo	<i>Mesodorylaimus</i>
Dmll	<i>Dorylaimellus</i>	Nage	<i>Nagelus</i>
Dory	<i>Dorylaimus</i>	Neop	<i>Neopsilenchus</i>
E	Enoplida	Oxyd	<i>Oxydirus</i>
Ethmprat	<i>Ethmolaimus pratensis</i>	Pana	<i>Panagrolaimus</i>
EToballo	<i>Epitobrilus allophysis</i>	Party	<i>Paratylenchus</i>
Euce	<i>Eucephalobus</i>	Pl	Plectidae
Eudo	<i>Eudorylaimus</i>	Plec	<i>Plectus</i>
Eumo	<i>Eumonhystera</i>	Plecaqua	<i>Plectus aquatilis</i>
Eumoapsb	<i>Eumonhystera</i> aff. <i>pseudobulbosa</i>	Plecexin	<i>Plectus exinocaudatus</i>
Eumoaspx	<i>Eumonhystera</i> aff. <i>simplex</i>	Prat	<i>Pratylenchus</i>
Eumodisp	<i>Eumonhystera dispar</i>	Pris	<i>Prismatolaimus</i>
Eumofili	<i>Eumonhystera filiformis</i>	Prod	<i>Prodorylaimus</i>
Eumolcdi	<i>Eumonhystera longicaudatissima</i> n.sp.	Psil	<i>Psilenchus</i>
Eumolcdt	<i>Eumonhystera longicaudatula</i>	Pung	<i>Pungentus</i>
Eumomega	<i>Eumonhystera megamphida</i> n.sp.	Rbdltterr	<i>Rhabdolaimus terrestris</i>
Eumopl1b	<i>Eumonhystera "platylabialis"</i>	Rh	Rhabditina
Eumosiml	<i>Eumonhystera</i> aff. <i>similis</i>	Roty	<i>Rotylenchus</i>
Eumosp07	<i>Eumonhystera</i> sp. 7	St	Steinernematidae
Eumosp08	<i>Eumonhystera</i> sp. 8	STobpell	<i>Semitobrilus pellucidus</i>
Eumosp18	<i>Eumonhystera breitenbachi</i>	T	Tylenchina indet.
Eumovulg	<i>Eumonhystera vulgaris</i>	Ter	<i>Teratocephalus</i>
File	<i>Filenchus</i>	Ther	<i>Theristus</i>
Hcy	Hemicyclophoridae	TL	Tylodoridae
Heli	<i>Helicotylenchus</i>	Tobr	<i>Tobrilus</i>
Hetc	<i>Heterocephalobus</i>	Tripy	<i>Tripyla</i>
Hetr	<i>Heterodera</i>	Ty	Tylenchidae
Hop	Hoplolaimidae	Tyle	<i>Tylenchus</i>
I	indet.		

6.1.9 Ernährungstypen

Für einige Darstellungen wurden die Daten nach Ernährungstypen zusammengefasst. Es wird dabei der Einteilung von Traunspurger 1997a) gefolgt. Da die englischsprachigen Begriffe in der Literatur fest eingebürgert und schlecht übersetzbar sind, werden die Begriffe wie vom Autor eingeführt als *termini technici* verwendet und nicht übersetzt. Eine Zusammenstellung gibt Tab. 24

Tab. 24: Ernährungstypen freilebender Nematoden, nach Traunspurger 1997a

Feeding types	Art der Nahrung und Aufnahmemechanismus
Deposit feeders	Haben eine kleine unbewehrte Mundhöhle, Zahnbildungen fehlen. Nahrung sind Bakterien sowie einzellige Eukaryonten, die oft mit Detritus oder Aufwuchs aufgenommen werden.
Epistrate feeders	Haben Zahnbildungen in ihrer Mundhöhle, nehmen ähnliche Nahrung auf wie deposit feeders, aber mehr von Oberflächen, fressen auch Algen
Chewers	Sind mit einem oder mehreren großen Zähnen ausgestattet, die beim Ansaugen der Beute dieselbe mechanisch zerstören, z.B. durch Aufschlitzen. Omnivor, Aasfresser oder Räuber
Suction feeders	Nehmen Nahrung durch einen Stachel auf. Dies schließt Pflanzenparasiten, Pilzhyphenfresser sowie omnivore wie große Dorylaimida ein, die sich auch carnivor ernähren können.
(Zooparasites)	Definitionsgemäß keine freilebenden Nematoden, traten in der Studie jedoch auch auf. Entwickeln sich obligatorisch in anderen Tieren, im Habitat meist in Insekten

6.1.10 Berechnung der Biomasse individueller Nematoden, Abschätzung der Zahl der Generationen und ihres Beitrags zur Produktion

Das Biovolumen bzw. die Biomasse (B) der Nematoden wurde nach den Formeln von Andrassy 1956) berechnet, siehe auch den Abschnitt 4.1.5. Berechnung von Volumen - Oberfläche individueller Nematoden: Zur vereinfachten Biomassenberechnung gehen der größte gemessene Durchmesser D [μm] und die Körperlänge L [μm] in die folgende Formel ein: Biomasse $B = L * D^2 / 1600000$ [ng]. Biovolumen: $BV = L * D^2 / 1700000$ [$1000 \mu\text{m}^3$] (\equiv [ng] bei Dichte = 1). Beispiele: Ein großer Nematode der Gattung *Dorylaimus* mit $L = 4766 \mu\text{m}$ und $D = 116 \mu\text{m}$ hat eine Biomasse von etwa $40 \mu\text{g}$ (oder $0,04 \text{ g}$). Ein kleiner Juveniler z.B. der Gattung *Eumonhystera* hat bei einer Länge von $L = 200 \mu\text{m}$ und $D = 9 \mu\text{m}$ eine Biomasse von etwa $0,01 \mu\text{g}$.

Für marine Nematoden konnten Vranken et al. 1986) einen deutlichen Zusammenhang zwischen Biomasse und Generationszeit nachweisen. Die Autoren berechnen $\log_e G_{(t)} = a - b * \log_e B_s$, wobei \log_e der natürliche Logarithmus, $G_{(t)}$ die Zahl der Generationen pro Jahr, B_s die mittlere Biomasse ausgewachsener Individuen der jeweiligen Art und a und b Koeffizienten sind, welche Vranken mit $a = 2,024$ und $b = 0,503$ bestimmt hat.

Um die Zahl der Generationen bei den Nematoden des Breitenbaches abzuschätzen, wurde bei 19 häufigen Arten (von denen hier nur 11 dargestellt werden), bei denen die

Juvenilen ausreichend sicher bestimmbar waren oder aufgrund der Dominanz der Art mit einem vertretbaren Fehler zugeordnet werden konnten, die Fänge der Falle D monatsweise dargestellt, wobei entweder nach Stadien und Geschlecht oder/und nach Größen aufgeschlüsselt wurde (siehe Darstellung unter Biologie der einzelnen Arten, Abb. 29 - Abb. 44). Bei sechs Arten konnte das Heranwachsen einzelner Kohorten verfolgt und mit hinreichender Sicherheit auf die Zahl der Generationen pro Jahr geschlossen werden. Aus den logarithmierten Wertepaaren (Biomasse und Generationszahl) dieser sechs Arten wurden mittels linearer Regression die Parameter a und b bestimmt und in die Vranken'sche Formel eingesetzt. Bei Arten mit kürzeren Generationsfolgen muss mit dem Auftreten von Interferenzen gerechnet werden, siehe Diskussion, Abschnitt 6.3.5.1, S. 355.

Anhand der an die Verhältnisse des Breitenbaches angepassten modifizierten Formel und den mittleren Biomassen der Adulten wurde für jede im Breitenbach vorkommende Art eine Zahl der Generationen pro Jahr ermittelt, die zu Abschätzungen der Produktion herangezogen werden konnte. Um für das Material ohne adulte Individuen ebenfalls eine Produktion berechnen zu können, wurde bei diesen Arten oder Gattungen die Biomasse aus den morphometrischen Angaben der Literatur (u.a. Bongers 1988) verwendet. Bei höheren taxonomischen Kategorien wurde ein Mittelwert zugrundegelegt. Die berechneten Generationszahlen sind in der Artentabelle Tab. 26 angegeben und wurden für die Berechnung der Produktion verwendet (unter Verwendung der individuellen gemessenen Biomassen).

Der Umsatz der Biomasse (turnover) beträgt im Durchschnitt etwa drei (Gerlach 1971, Vranken et al. 1986). Die jährliche Produktion $P(i)$ als Frischgewicht (Nassgewicht) pro Sedimentvolumen berechnet sich demnach als

$$P(i) = B * 3 * G(a)$$

Zur überschlagsmäßigen Berechnung der Jahresproduktion der Nematoden wurde die Biomasse (B) [μg] pro Sedimentvolumen und die artspezifische Zahl der Generationen pro Jahr $G(a)$ verwendet als möglichst genaue Annäherung wurde für jedes einzelne Individuum sein Beitrag zur Produktion ermittelt, wobei die von der Größe der Adulten abhängige artspezifische Generationszahl auch bei Juvenilen verwendet wurde.

Der Kohlenstoffgehalt der Nematoden beträgt Jensen 1984 zufolge etwa 12,4 % ($\pm 1,9\%$) des Naßgewichts (entspricht etwa 50% des Trockengewichts).

6.1.11 Analyse der Nematodengemeinschaft des Breitenbaches in zeitlich-räumlicher Verteilung

Die Anteile der Taxa wurden auf zwei verschiedene Weisen berechnet, als arithmetisches Mittel aus allen Proben oder als gewichtetes Mittel. Letzteres Verfahren ist geeigneter, wenn es um den Vergleich der Vorkommen in verschiedenen Bachabschnitten geht, da die unterschiedliche Zahl ausgewerteter Proben an den verschiedenen Bachabschnitten berücksichtigt wird. Gerade bei Arten mit deutlichen Schwerpunkten in bestimmten Perioden oder an einem bestimmten Bachabschnitt führen die beiden

Berechnungsverfahren zu verschiedenen Ergebnissen, die um bis zu 20% voneinander abweichen konnten. Für die Berechnung der Gesamtabundanz, Biomasse und Produktion für den Breitenbach wurden alle Proben gleich gewertet, während zur Beurteilung der Längsverteilung der Arten im Bach gewichtete Mittel verwendet wurden.

6.2 Ergebnisse

6.2.1 Arten im Sediment des Breitenbaches

Bei Auflistung der gefundenen Arten wurde der Systematik von De Ley & Blaxter (2004) gefolgt, wie in Eyualem-Abebe et al. (2006a) aufgeführt. Da die höheren taxonomischen Kategorien und die Artinformationen nicht zusammen in einer hochformatigen Tabelle Platz fanden, wird die Anordnung Familien in den höheren taxonomischen Kategorien in einer separaten Tabelle den Abundanzangaben vorangestellt (Tab. 25). Die differenzierten taxonomischen Einheiten der Nematoden aus Sedimentproben sind in Tab. 26 aufgelistet, wobei die Familien die gleiche Reihenfolge haben wie in Tab. 25.

Tab. 25: Anordnung der im Breitenbach nachgewiesenen Familien nach de Ley et al., 2004
Als Ergebnis werden normalisierte Individuenzahlen dargestellt.

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Infraorder	Überfamilie	Familie	Ergebnis	
Enoplea	Enoplida	Ironina		Ironoidea	Ironidae	494,0	
					<i>Sonstige Enoplida</i>	4,6	
		Alaimina			Alaimidae	327,0	
					Alaimina	2,7	
	Triplonchida	Diphterophorina		Diphterophoroidea	Diphterophoridae	194,8	
					Trichodoridae	8,5	
		Tobrilina		Prismatolaimoidea	Prismatolaimidae	1341,0	
		<i>incerta sedis:</i>			Bastianiidae	189,7	
				Tobriloidea	Tobrilidae	1853,2	
		Tripylina		Tripyloidea	Tripylidae	385,0	
		<i>incerta sedis:</i>			Odontolaimidae	15,4	
	Dorylaimida	Dorylaimina		Belondiroidea	Belondiridae	229,4	
					Tylencholaimoidea	Tylencholaimidae	28,6
						Tylencholaimellidae	28,6
						<i>sonstige Tylencholaimoidea</i>	6,0
						Mydonomidae	15,2
		Nygolaimina		Dorylaimoidea	Leptonchidae	5,4	
					Longidoridae	1,3	
					Thornematidae	3,5	
					Dorylaimidae	412,1	
					Qdsianematidae	5,3	
					Qudsianematidae	53,4	
					Aporcelaimidae	88,5	
					Nordiidae	69,5	
					Thorniidae	6,1	
					Dorylaimina	252,6	

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Infraorder	Überfamilie	Familie	Ergebnis	
				Nygalaimoidea	Nygalaimidae	,7	
		Mermithina		Mermithoidea	Mermithidae	6,1	
	Mononchida	Mononchina		Anatonchoidea	Anatonchidae	19,7	
				Mononchoidea	Mononchidae	225,6	
Chroma- dorea	Chromadorida	Chromadorina		Chromadoroidea	Ethmolaimidae	758,4	
					Achromadoridae	312,9	
				Sonstige Chromadorina			8,1
			Desmodorida	Desmodorina		Desmodoridea	Desmodoridae
		Microlaimoidea			Microlaimidae	6,3	
		incerta sedis:			Rhabdolaimidae	88,1	
	Monhysterida	Monhysterina		Monhysteroidea	Monhysteridae	37888,2	
				Sphaerolaimoidea	Xyalidae	311,8	
	Araeolaimida	Araeolaimina		Axonolaimoidea	Diplopeltidae	95,8	
	Plectida	Plectina		Leptolaimioidea	Aphanolaimidae	241,1	
				Plectoidea	Chronogastridae	83,0	
					Plectidae	932,6	
					Metateratocephalidae	36,1	
				Haliplectoidea	Aulolaimidae	37,6	
	Sonstige Chromadoriden					12,4	
	Rhabditida	Tylenchina	incerta sedis:			Teratocephalidae	69,5
			Panagrolaimomorpha	Panagrolaimoidea	Panagrolaimidae	36,3	
					Strongyloidea	Steinernematidae	2,0
			Cephalobomorpha	Cephaloboidea	Cephalobidae	345,0	
			Tylenchomorpha	Aphelenchoidea	Aphelenchidae	16,2	
					Aphelenchiodidae	101,7	
				Criconematoidea	Criconematidae	244,8	
					Hemicycliophoridae	94,8	
Paratylenchoidea				Paratylenchidae	209,0		
Anguinoidea				Anguinidae	10,0		
Tylenchoidea				Hoplolaimidae	1036,7		
				Tylenchidae	3307,2		
				Tylodoridae	28,4		
				Pratylenchidae	77,2		
				Belonolaimidae	278,3		
				Dolichodoridae	2,4		
				Telotylenchidae	146,2		
				Heteroderidae	,6		
				Meloidogynidae	,5		
Sonstige Tylenchina					375,5		
Rhabditina		Bunonematomorpha	Bunonematoidea	Bunonematidae	9,2		
		Diplogasteromorpha	Diologastroidea	Diplogastridae	32,8		
				Odontopharyngoidea	Odontopharyngidae	7,9	
		Rhabditomorpha	Rhabditoidea	Rhabditidae	283,3		
				Strongyloidea	Heterorhabditidae	,5	
Sonstige Rhabditina					81,7		

Tab. 26: Liste der in Sedimentproben gefundenen Arten und ihre Gesamtabundanz.

Dargestellt wird die Anzahl präparierter Individuen sowie die normalisierte Anzahl, bei der die unterschiedlichen Extraktionsmethoden und Probenvolumina kompensiert wurden. Weiterhin werden die in der Datenbank und bei der Statistik verwendeten Abkürzungen aufgeführt; eine versuchsweise Klassifizierung des Habitats (Hab.) als limnisch (L), amphibisch (A) oder terrestrisch (T) sowie die Zahl der Generationen, die bei der Abschätzung der Produktion für jedes Taxon verwendet wurde. Weiterhin wird für die Monhysteriden in einer separaten Spalte angegeben, wie viele Individuen pro Art bei proportionaler Verteilung auf adulte bestimmte Individuen entfallen wären, also ohne Bestimmungsversuche und Zuordnungen Juveniler, sondern allein nach Proporz der Adulten (Spalte Mo♂♀Prop.).

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Ironidae	Ironidae		De Man, 1876	Ir	3		6,7		1,9
Ironidae	<i>Ironus</i>		Bastian, 1865	Iro	187		219,1		1,8
Ironidae	<i>Ironus</i>	sp. 3	indet.	Iro3	2		3,4	L	2,3
Ironidae	<i>Ironus</i>	"circulocephalus	indet.	Irocc	42		34,3		1,9
Ironidae	<i>Ironus</i>	cf. <i>ignavus</i>	Bastian, 1865	Iroi	2		0,9	L	1,9
Ironidae	<i>Ironus</i>	<i>longicaudatus</i>	De Man, 1884	Irol	13		15,5	L	1,9
Ironidae	<i>Ironus</i>	cf. <i>macramphis</i>	Schuurmans-Stekhoven & Tenuissen, 1938	Irom	1		0,0	L	1,9
Ironidae	<i>Ironus</i>	<i>tenuicaudatus</i>	De Man, 1876	Irot	214		214,0	L	2
Enoplida	Enoplida		Filipjev, 1929	E	6		4,6		10,8
Alaimidae	Alaimidae		Micoletzky, 1922	Al	28		35,7		3,3
Alaimina	indet Aph/Alm	sp. 1	indet.	iAphAlm	4		2,7		13,4
Alaimidae	<i>Alaimus</i>		De Man, 1880	Alm	117		158,0		6,4
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	cf. <i>minor</i>	Cobb, 1893	Almmin	1		1,7	T	7,8
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	<i>mucronatus</i>	Altherr, 1950	Almmuc	2		1,8	A	7,6
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	<i>meyli</i>	Andrássy, 1961	Almmy	18		27,2	A	6,6
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	" <i>oncocaudatus</i> "	indet.	Almonc	2		5,7		8,7
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	<i>proximus</i>	Thorne, 1939	Almprx	3		2,7	T	5,3
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	cf. <i>primitivus</i>	de Man, 1880	Almpt	18		24,9	A	4,9
Alaimidae	<i>Alaimus</i>	<i>parvus</i>	Thorne, 1939	Almpv	19		23,8	A	7,4
Alaimidae	<i>Amphidelus</i>		Thorne, 1939	Apd	8		8,7		7
Alaimidae	<i>Amphidelus</i>	cf. <i>elegans</i>	(de Man, 1921)	Apdelg	6		6,8	A	4,3
Alaimidae	<i>Paramphidelus</i>		Andrássy, 1977	Paramp	11		17,9		5,5
Alaimidae	<i>Paramphidelus</i>	cf. <i>dolichurus</i>	(De Man, 1876)	Paramp	3		2,0	T	11,1
Alaimidae	<i>Paramphidelus</i>	<i>uniformis</i>	(Thorne, 1939)	Paramp	8		10,2	A	6,4
Diphterophoridae	Diphterophoridae		Micoletzky, 1922	Dp	2		2,3		4,5
Diphterophoridae	<i>Diphterophora</i>		De Man, 1880	Dph	33		49,3		7,1
Diphterophoridae	<i>Diphterophora</i>	<i>communis</i>	De Man, 1880	Dphc	110		141,7	A	5,8
Diphterophoridae	<i>Tylolaimophorus</i>		De Man, 1880	tlmp	2		1,6	T	3,2
Trichodoridae	Trichodoridae		Thorne, 1935	Tr	1		0,5		4,3
Trichodoridae	<i>Trichodorus</i>		Cobb, 1913	Trd	1		0,6		4,3
Trichodoridae	<i>Trichodorus</i>	<i>similis</i>	Seinhorst, 1963	Trds	3		7,3	T	4,3
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>		de Man, 1880	Pml	683		936,6		9,2
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	sp. 2	indet.	Pml2	44		50,3	?	9,2
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	sp. 3	indet.	Pml3	18		22,8	?	7
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	sp. 4	indet.	Pml4	217		308,1	A	7,9
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	sp. 5	indet.	Pml5	3		4,0	?	7,3
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	<i>dolichurus</i>	de Man, 1880	Pmld	5		6,2	A	4,6
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	<i>intermedius</i>	(Bütschli, 1873)	Pmli	8		5,5	A	8
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	cf. <i>matoni</i>	Mulk & Coomans, 1979	Pmlmat	7		7,3	T	7,6
Bastianiidae	Bastianiidae		de Coninck, 1935	bs	2		1,3		11,8
Bastianiidae	<i>Bastiana</i>		de Man, 1876	Bst	30		38,4		10,8
Bastianiidae	<i>Bastiana</i>	cf. <i>gracilis</i>	de Man, 1876	Bstg	97		148,8	A	8
Bastianiidae	<i>Bastiana</i>	<i>longicaudata</i>	de Man, 1880	Bstlc	1		1,3	T	6
Tobrilidae	<i>Tobrilus</i>		Andrássy, 1959	Tob	70		107,4		2,1
Tobrilidae	<i>Tobrilus</i>	cf. <i>aberrans</i>	(W. Schneider, 1925)	Tobaber	6		12,7	L	2,1
Tobrilidae	<i>Tobrilus</i>	<i>gracilis-Gr.</i>	(Bastian, 1865)	Tobg+	4		10,3	L	2,2

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Tobrilidae	<i>Tobrilus</i>	<i>helveticus</i>	(Hofmänner, 1914)	Tobhelv	1		9,1	L	1,6
Tobrilidae	<i>Tobrilus</i>	<i>longus-Gr.</i>	(Leidy, 1852)	Tobl+	62		59,8		2,2
Tobrilidae	<i>Epitobrilus</i>	<i>allophysis</i>	(Steiner, 1919)	Toba	869		987,6	L	2,5
Tobrilidae	<i>Semitobrilus</i>	<i>pellucidus</i>	(Bastian, 1865)	Tobp	608		666,3	L	1,5
Tripylidae	<i>Tripyla</i>		Bastian, 1865	Trp	75		103,1		1,9
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>affinis</i>	de Man, 1880	Trpa	3		5,3	L	2,9
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>cf. cornuta</i>	Allgén, 1934	Trpc	2		1,7	A	2,4
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>filicaudata</i>	de Man, 1880	Trpf	114		246,5	A	2,1
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>glomerans</i>	Bastian, 1865	Trpg	14		16,7	L	0,9
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>longicaudata</i>	Nesterov, 1979	Trplc	12		10,5	A	2,1
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	<i>setifera</i>	Bütschli, 1873	Trps	1		1,2	A	2,8
Tripylidae	<i>Trischistoma</i>	<i>monohystera</i>	de Man, 1880	Trsm	1		0,0	A	3,1
Odontolaimidae	<i>Odontolaimus</i>		de Man, 1880	Odont	8		12,4		7,5
Odontolaimidae	<i>Odontolaimus</i>	<i>aquaticus</i>	Andrássy, 1985	Odonta	1		3,0	A	7,5
Belondiridae	<i>Axonchium</i>		Cobb, 1920	Axo	27		28,7		3,4
Belondiridae	<i>Axonchium</i>	<i>propinquum</i>	de Man, 1921	Axoppq	2		1,6	T	1,9
Belondiridae	<i>Dorylaimellus</i>		Cobb, 1913	Dml	33		35,6		4
Belondiridae	<i>Dorylaimellus</i>	<i>globatus</i>	Yeates, 1970	Dmlgl	7		7,9	T	5
Belondiridae	<i>Dorylaimellus</i>	<i>montenegricus</i>	Clark, 1963	Dmlm	10		16,9	T	6
Belondiridae	<i>Dorylaimellus</i>	<i>cf. parvulus</i>	Thorne, 1939	Dmlpv	1		1,3	A	7,8
Belondiridae	<i>Oxydirus</i>		Thorne, 1939	Oxd	94		108,1		3
Belondiridae	<i>Oxydirus</i>	<i>nethus</i>	Ferris, Goseco & Ferris, 1980	Oxdne	6		7,3	A	2,6
Belondiridae	<i>Oxydirus</i>	<i>oxycephalus</i>	(de Man, 1885)	Oxdox	4		5,0	A	2,6
Belondiridae	<i>Oxydirus</i>	<i>oxycephaloides</i>	(de Man, 1921)	Oxdoxoi	1		1,3	A	1,7
Belondiridae	Belondiridae		Thorne, 1939	Be	15		15,7		5,2
Tylencholaimidae	<i>Tylencholaimus</i>		de Man, 1876	Tli	7		6,3		5,6
Tylencholaimidae	<i>Tylencholaimus</i>	<i>cf. mirabilis</i>	(Bütschli, 1873)	Tlim	1		3,0	A	4,3
Tylencholaimidae	<i>Tylencholaimus</i>	<i>minus</i>	de Man, 1876	Tlimin	2		2,1	A	5,9
Tylencholaimellidae	<i>Tylencholaimellus</i>		Cobb in M. V. Cobb, 1915	Tll	2		3,5		5,9
Tylencholaimellidae	<i>Tylencholaimellus</i>	<i>cf. striatus</i>	Thorne, 1939	tlls	2		3,5	A	6,1
Tylencholaimellidae	<i>Tylencholaimoidea</i>		Filipjev, 1934	tloi	2		6,0		8,9
Tylencholaimellidae	<i>Doryllium</i>		Cobb, 1920	Dym	6		10,1	A	8,1
Mydonomidae	<i>Dorylaimoides</i>		Thorne & Swanger, 1936	Dmoi	7		15,2	A	4,1
Leptonchidae	Leptonchidae		Thorne, 1935	Ln	3		5,4		1,6
Longidoridae	<i>Longidorus</i>		Micoletzky, 1922	Lon	1		1,3	T	1,6
Thornematidae	Thornematidae		Siddiqi, 1969	th	5		3,5		6,1
Dorylaimidae	<i>Prodorylaimus</i>		Andrássy, 1959	Prod	99		145,8		2,4
Dorylaimidae	<i>Prodorylaimus</i>	<i>cf. acris</i>	(Thorne, 1939)	Prodac	1		2,2	A	2,4
Dorylaimidae	<i>Prodorylaimus</i>	<i>cf. mas</i>	Loof, 1985	Prodm	4		6,9	A	2,1
Dorylaimidae	<i>Prodorylaimus</i>	<i>rotundiceps</i>	Loof, 1985	Prodr	8		15,5	A	1,9
Dorylaimidae	<i>Prodorylaimus</i>	<i>uliginosus</i>	Loof, 1985	Produl	1		1,3	A	2
Dorylaimidae	<i>Dorylaimus</i>		Dujardin, 1845	Dor	246		193,4	L	1
Dorylaimidae	<i>Mesodorylaimus</i>		Andrássy, 1959	Msd	38		45,6		1,8
Dorylaimidae	<i>Mesodorylaimus</i>	<i>palustris</i>	Andrássy, 1991	Msdps	1		1,3	A	2,5
Qudsianematidae	Discolaimidae		Siddiqi, 1969	Ds	1		3,2		2,3
Qudsianematidae	<i>Ecumenicus</i>		Thorne, 1974	Ecu	1		0,5		3,3
Qudsianematidae	<i>Opisthodorylaimus</i>	<i>cf. sylphoides</i>	(Williams, 1959)	Opi	1		1,6	A	1,6
Qudsianematidae	<i>Takamangai</i>		Yeates, 1967	Ths	9		9,2		3,9
Qudsianematidae	<i>Takamangai</i>	<i>cf. ettersbergensis</i>	(de Man, 1885)	Thse	1		0,0	A	5,1
Qudsianematidae	<i>Eudorylaimus</i>		Andrássy, 1959	Eud	24		26,9		2,5
Qudsianematidae	<i>Eudorylaimus</i>	<i>carteri</i>	(Bastian, 1865)	Eudca	1		0,5	A	2,4
Qudsianematidae	<i>Eudorylaimus</i>	<i>centerocercus</i>	(de Man, 1880)	Eudcc	1		0,8	A	1,8
Qudsianematidae	<i>Epidorylaimus</i>		Andrássy, 1986	epd	9		8,1		2,9
Qudsianematidae	<i>Epidorylaimus</i>	<i>cf. agilis</i>	(de Man, 1880)	Epda	1		0,0	A	2,2
Qudsianematidae	<i>Epidorylaimus</i>	<i>consobrinus</i>	(de Man, 1918)	epdc	4		3,9	A	2,1
Qudsianematidae	Qudsianematidae		Jairajpuri, 1963	QU	4		4,0		3,6
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimidae</i>		Heyns, 1965	Ap	12		22,5		1
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimellus</i>		Heyns, 1965	apc	39		53,8		0,9

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimellus</i>	<i>obtusicaudatus</i>	(Bastian, 1865)	Apco	4		4,8	A	1
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimium</i>		Loof & Coomans, 1970	Apiu	5		3,1		1,1
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimus</i>	<i>superbus</i>	(de Man, 1880)	Apcus	3		4,3	A	0,7
Nordiidae	<i>Longidorella</i>		Thorne, 1939	Lre	4		2,6	T	5,4
Nordiidae	Nordiidae		Jairajpuri & Siddiqi, 1964	No	5		7,4		3,6
Nordiidae	<i>Enchodelus</i>		Thorne, 1935	Ench	3		3,7		2,3
Nordiidae	<i>Enchodelus</i>	<i>cf. macrodorus</i>	(de Man, 1880)	Enchm	1		1,3	A	2,3
Nordiidae	<i>Pungentus</i>		Thorne & Swanger, 1936	Pun	39		54,6	A	2,9
Thorniidae	<i>Thornia</i>		Meyl, 1954	Thr	3		3,9		3,2
Thorniidae	<i>Thornia</i>	<i>steatopyga</i>	Thorne & Swanger, 1936	Thrst	1		2,2	A	2,9
Dorylaimina	Nygolaimina		Ahmad & Jairajpuri, 1979	Do	151		252,6		2,9
Nygolaimidae	Nygolaimidae		Thorne, 1935	Ny	1		0,7		2,3
Mermithidae	Mermithidae		Braun, 1883	mr	8		6,1		0,4
Anatonchidae	<i>Anatonchus</i>		Cobb, 1916	Ant	13		9,9		1,3
Anatonchidae	<i>Anatonchus</i>	<i>tridentatus</i>	(de Man, 1876)	Antr	6		4,6	T	1,3
Anatonchidae	<i>Miconchus</i>		Andrássy, 1958	Mic	3		4,3		8,9
Anatonchidae	<i>Miconchus</i>	<i>sp.</i>	indet.	Micmd	1		1,0	A	8,9
Mononchidae	<i>Mononchus</i>	<i>aquaticus</i>	Coetzee, 1968	Mchaq	3		1,5	L	2,2
Mononchidae	<i>Mononchus</i>	<i>truncatus</i>	Bastian, 1865	Mchtr	60		66,2	L	1,9
Mononchidae	<i>Mononchus</i>		Bastian, 1865	Mch	108		135,4		2,1
Mononchidae	<i>Paramononchus</i>		Mulvey, 1978	Parmch	2		0,3	L	1,6
Mononchidae	<i>Coomansus</i>	<i>zschokkei</i>	Menzel, 1913	Cooz	1		1,0	A	2,2
Mononchidae	<i>Clarcus</i>		Jairajpuri, 1970	Cla	2		1,6	A	2,6
Mononchidae	Mononchidae		Jairajpuri, 1969	Mc	24		19,5		2,1
Ethmolaimidae	<i>Ethmolaimus</i>		de Man, 1880	Eth	542		532,9		5
Ethmolaimidae	<i>Ethmolaimus</i>	<i>pratensis</i>	de Man, 1880	Ethp	207		225,5	L	5
Achromadoridae	<i>Achromadora</i>	<i>longicauda</i>	Schneider, 1937	Achrlc	2		1,4	L	11
Achromadoridae	<i>Achromadora</i>	<i>micoletzkyi</i>	(Stefanski, 1915)	Achrmic	55		77,2	A	10,6
Achromadoridae	<i>Achromadora</i>	<i>rusticola</i>	(de Man, 1880)	Achrrc	4		8,1	A	7,9
Achromadoridae	<i>Achromadora</i>	<i>terricola</i>	(de Man, 1880)	Achrte	8		8,1	A	3,1
Achromadoridae	<i>Achromadora</i>		Wieser, 1959	Achr	150		218,1		8,8
Desmodoridae	Desmodoridae		Filipjev, 1922	De	1		0,0		5,2
Desmodoridae	<i>Prodesmodora</i>		Micoletzky, 1923	Pds	6		3,9		7,9
Desmodoridae	<i>Prodesmodora</i>	<i>circulata</i>	(Micoletzky, 1913)	Pdsc	6		7,6	A	7,3
Microilaimidae	<i>Microilaimus</i>		de Man, 1880	mcl	4		6,3		10,4
Rhabdolaimidae	<i>Rhabdolaimus</i>	<i>terrestris</i>	de Man, 1880	rhbdl	91		88,1	A	14,9
	Chromadorina		Filipjev, 1918	CM	9		8,1		6
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>cf. paludicola</i>	de Man, 1880	Mohpd	288	871,2	431,1	L	4
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>sp. 2</i>	indet.	Mohsp2	286	951,0	453,1	L	7,2
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>sp. 3</i>	indet.	Mohsp3	265	881,2	257,9	L	6,1
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>sp. 4</i>	indet.	Mohsp4	123	409,0	174,3	L	5
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>sp. 5</i>	indet.	Mohsp5	6	20,0	6,5	L	6,8
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	<i>sp. 6</i>	indet.	Mohsp6	201	668,4	245,9	L	6,5
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>		Bastian, 1865	Moh	1779	246,1	2508,2		5,7
Monhysteridae	<i>Monhystrella</i>	<i>aff. macrura</i>	(de Man, 1880)	Moraffm	54	179,6	114,6	L	11,9
Monhysteridae	<i>Monhystrella</i>	<i>sp. 2</i>	indet.	Morsp2	110	362,4	215,3	L	11,1
Monhysteridae	<i>Monhystrella</i>	<i>sp. 3</i>	indet.	Morsp3	93	123,1	198,7	L	9,6
Monhysteridae	<i>Monhystrella</i>	<i>sp. 4</i>	indet.	Morsp4	92	124,4	48,9	L	9,6
Monhysteridae	<i>Monhystrella</i>		Andrássy, 1958	Mor	750	352,5	1710,9		10,3
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>dispar</i>	(Bastian, 1865)	Eumd	975	1296,8	3050,2	L	4,9
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>vulgaris</i>	(de Man, 1880)	Eumv	1816	1632,7	2994,8	L	8,2
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>platylabialis</i>	n.sp.	Eumpll	97	219,5	211,1	L	8,6
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>megamphida</i>	n.sp.	Eumme	25	69,8	30,2	L	8,2
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>filiformis</i>	(Bastian, 1865)	Eumf	1130	771,4	1847,2	L	6,1
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>sp. 7</i>	indet.	Eumsp7	224	744,8	484,9	L	11,6
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>sp. 8</i>	indet.	Eumsp8	113	375,7	203,4	L	15,1
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>longicaudatula</i>	Gerlach & Riemann,	Eumlcdt	252	269,3	307,7	L	7

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
			1973						
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>breitenbachi</i>	n.sp.	Eumbtb	7156	7395,3	14667,6	L	11,7
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>pseudobulbosa</i>	(Daday, 1899)	Eumaffp sb	45	149,6	60,6	L	8,2
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>aff. similis</i>	(Bütschli, 1873)	Eumaffs	64	212,8	123,1	L	8,4
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>	<i>longicaudatissima</i>	n.sp.	Eumlcdi	54	179,6	75,5	L	13,1
Monhysteridae	<i>Eumonhystera</i>		Andrássy, 1981	Eum	3715		7303,5		9,6
Monhysteridae			de Man, 1876	Mo	65		161,7		7,6
Xyalidae	<i>Theristus</i>	<i>agilis</i>	(de Man, 1880)	Thea	145		191,4	L	4,2
Xyalidae	<i>Theristus</i>		Bastian, 1865	The	93		115,9		3,9
Xyalidae	Xyalidae		Chitwood, 1951	Xy	1		4,5		3,2
Diplopeltidae	<i>Cylindrolaimus</i>	<i>communis</i>	de Man, 1880	Cylc	33		27,7	A	7,3
Diplopeltidae	<i>Cylindrolaimus</i>	sp. 2	indet.	Cyl2	1		0,5	A	9
Diplopeltidae	<i>Cylindrolaimus</i>		de Man, 1880	Cyl	65		67,6		13,8
Aphanolaimidae	<i>Aphanolaimus</i>	<i>aquaticus</i>	Daday, 1894	aphaq	217		206,3	L	4,2
Aphanolaimidae	<i>Aphanolaimus</i>	<i>attentus</i>	de Man, 1880	Aphat	12		8,8	L	5
Aphanolaimidae	<i>Aphanolaimus</i>		de Man, 1880	Aph	29		26,1		4,5
Chronogastridae	<i>Chronogaster</i>	<i>boettgeri</i>	Kirschke, 1956	Chronb	18		36,5	L	3,6
Chronogastridae	<i>Chronogaster</i>	sp. 2	indet.	Chron2	1		2,2	A	3,6
Chronogastridae	<i>Chronogaster</i>		Cobb, 1913	Chron	53		44,3		3,6
Plectidae	cf. <i>Wilsonema</i>	<i>agrarum</i>		Wilag	1		0,7	T	11,3
Plectidae	<i>Wilsonematinæ</i>			Wil	1		1,4		11,3
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>aquatilis</i>	Andrássy, 1985	Pleaq	104		94,6	L	3
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>aquatilis-Gr.</i>	Andrássy, 1985	pleaq+	7		3,5		2,9
Plectidae	<i>Plectus</i>	cf. <i>communis</i>	Bütschli, 1873	Pleco	2		1,2	A	6,6
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>cirratus</i>	Bastian, 1865	Plecr	6		1,6	A	2,2
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>exinocaudatus</i>	Truskova, 1976	Pleex	111		102,4	A	10
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>geophilus</i>	de Man, 1880	Plegeo	12		13,3	A	10,1
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>infundibulifer</i>	Andrássy, 1985	Pleifb	3		3,2	A	2,5
Plectidae	<i>Plectus</i>	cf. <i>intermedius</i>	Cobb, 1893	Pleitm	1		0,9	A	2,7
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>longicaudatus</i>	Bütschli, 1873	Plelc	4		3,7	A	6,4
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>makrodemas</i>	Massey, 1964	Plemak	1		0,7	A	3,6
Plectidae	<i>Plectus</i>	cf. <i>magadani</i>	Kuzmin, 1979	Plemg	4		2,3	A	6,9
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>minimus</i>	Cobb, 1893	Plemin	15		13,5	A	12,1
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>palustris</i>	de Man, 1880	pleps	7		4,3	L	2,8
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>parietinus</i>	Bastian, 1865	Plept	4		6,9	T	3,1
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>parietinus-Gr.</i>	Bastian, 1865	Plept+	3		1,4		3,1
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>parvus</i>	Bastian, 1865	Plepv	15		13,5	A	7,1
Plectidae	<i>Plectus</i>	<i>parvus-Gr.</i>	Bastian, 1865	plepv+	2		0,0		10,6
Plectidae	<i>Plectus</i>	cf. <i>similis</i>	Zell, 1993	Plesim	3		3,4	A	6,2
Plectidae	<i>Plectus</i>	cf. <i>varians</i>	Maggenti, 1961	Plevr	1		0,0	A	3,2
Plectidae	<i>Plectus</i>		Bastian, 1865	Ple	679		657,6		4,9
Plectidae	<i>Anaplectus</i>	<i>granulosus</i>	de Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933	AnPlegr	2		2,4	L	3,8
Plectidae	<i>Anaplectus</i>		de Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933	Anple	1		0,0		1,8
Plectidae	Plectidae		Örley, 1880	Pl	1		0,0		10,8
Metateratocephali	<i>Euterocephalus</i>	cf. <i>palustris</i>	(de Man, 1880)	Euterpl	1		1,0	L	5,9
Metateratocephali	<i>Metatheratocephalus</i>	cf. <i>crassidens</i>		Metercr	6		11,1	A	8,2
Metateratocephali	<i>Metatheratocephalus</i>		Eroshenko, 1973	Meter	19		24,0		8,1
Aulolaimidae	<i>Aulolaimus</i>	<i>oxycephalus</i>	de Man, 1880	Aulox	29		37,6	A	5
	<i>Chromadorea</i>			a	7		8,3		0
	<i>Torquentia</i>			TQ	9		4,1		7,6
Teratocephalidae	<i>Teratocephalus</i>	<i>costatus</i>	Andrássy, 1958	Terco	12		30,6	L	7,9
Teratocephalidae	<i>Teratocephalus</i>	cf. <i>tenuis</i>	Andrássy, 1958	Terten	3		3,6	L	10,5
Teratocephalidae	<i>Teratocephalus</i>	cf. <i>terrestris</i>	de Man, 1884	Terter	5		2,3	L	9
Teratocephalidae	<i>Teratocephalus</i>		de Man, 1876	Ter	23		33,0		7,4
Panagrolaimidae	<i>Panagrolaimus</i>		Thorne, 1937	Pan	23		32,2	T	5,3
Panagrolaimidae	Panagrolaimidae		Thorne, 1937	Pa	3		4,1		6,3
Steinernematidae	Steinernematidae		Chitwood & Chitwood, 1937	ST	4		2,0		0

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Cephalobidae	<i>Cephalobus</i>	<i>persegnis</i>	Bastian, 1865	Ceppsg	3		3,5	T	5,8
Cephalobidae	<i>Cephalobus</i>		Bastian, 1865	Cep	53		80,3		8,5
Cephalobidae	<i>Eucephalobus</i>	cf.	de Coninck, 1943	Eucepp	1		1,9	T	7,6
Cephalobidae	<i>Eucephalobus</i>		Steiner, 1936	Eucep	17		29,5		9,2
Cephalobidae	<i>Heterocephalobus</i>	cf. <i>elongatus</i>	(de Man, 1880)	Hetcepe	1		1,9	T	7
Cephalobidae	<i>Heterocephalobus</i>	sp. II	indet.	HetceplI	3		3,4		6
Cephalobidae	<i>Heterocephalobus</i>	cf. <i>longicaudatus</i>	(Bütschli, 1873)	Hetcepl	2		2,3	T	6,4
Cephalobidae	<i>Heterocephalobus</i>	cf. <i>nannus</i>	(Steiner 1936)	Hetcepn	4		4,6	T	8,2
Cephalobidae	<i>Heterocephalobus</i>		Brzeski, 1960	Hetcep	107		139,7		7,1
Cephalobidae	<i>Pseudacrobeles</i>	cf. <i>loofi</i>	(Andrássy, 1968)	Hetcepl	2		2,3	T	7,8
Cephalobidae	<i>Acrobeloides</i>	<i>nanus</i>	(de Man, 1880)	Acon	1		1,9	T	10,3
Cephalobidae	<i>Acrobeloides</i>		Cobb, 1924	Aco	3		2,9	T	10,3
Cephalobidae	<i>Cephalobidae</i>		Filipjev, 1931	Ce	43		70,8		5,6
Aphelenchidae	<i>Aphelenchus</i>	cf. <i>avenae</i>	Bastian, 1865	Aplav	2		2,0	T	4,4
Aphelenchidae	<i>Aphelenchus</i>		Bastian, 1865	Apl	12		14,2		4,4
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>	<i>bicaudatus</i>	(Imamura, 1931)	Aphoibic	1		2,0	T	14
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>	sp. II	indet.	Aphoi2	1		0,9	T	10,5
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>	cf.	Franklin, 1957	Aphoico	1		0,5	T	10,6
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>	cf. <i>fragariae</i>	(Ritzema Bos, 1890)	Aphoifra	1		0,9	T	9,6
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>	cf. <i>saprophilus</i>	Franklin, 1957	Aphoisa	11		8,5	T	9,2
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoides</i>		Fischer, 1894	Aphoi	94		70,8		8,7
Aphelenchiodidae	<i>Aprutides</i>		Scognamiglio & al., 1970	Aprt	2		0,6	T	8,4
Aphelenchiodidae	<i>Laimaphelenchus</i>		Fuchs, 1937	Laimaph	1		1,6	T	13,2
Aphelenchiodidae	<i>Aphelenchoididae</i>		Scarbilovich, 1947	apho	15		15,8		10,1
Criconematidae	<i>Criconema</i>	<i>demani</i>	Micoletzky, 1925	Ccndem	61		73,7	A	4,2
Criconematidae	<i>Criconema</i>	<i>longulum</i>	(Gunhold, 1953)	Ccnlg	24		15,8	A	4,5
Criconematidae	<i>Criconema</i>	cf. <i>princeps</i>	Andrássy, 1962	Ccnpr	1		0,7	A	3,6
Criconematidae	<i>Criconema</i>		Hofmänner & Menzel, 1914	Ccn	89		102,0		4,3
Criconematidae	cf. <i>Crossonema</i>	<i>menzeli</i>	(Stefanski, 1924)	Crossm	1		1,6	T	3
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	cf. <i>dherdei</i>	(De Grisse, 1967)	Ccndh	1		0,7	T	4,4
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	cf. <i>kirjanovae</i>	(Andrássy, 1965)	Macanf	3		3,8	A	4,3
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	cf. <i>crenatum</i>	(Loof 1964)	Maccr	1		1,6	A	4,8
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	cf. <i>raskiense</i>	(de Grisse, 1964)	Macrs	16		18,9	A	4,1
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	cf. <i>solivagum</i>	(Andrássy, 1962)	Macsv	4		3,3	T	4,1
Criconematidae	<i>Criconematidae</i>		(Taylor, 1936)	Cc	15		22,7		4,5
Hemicycliophorid	<i>Hemicycliophora</i>	cf. <i>micoletzkyi</i>	Goffart, 1951	Hcymic	1		1,6	L	2,6
Hemicycliophorid	<i>Hemicycliophora</i>	<i>triangulum</i>	Loof, 1968	Hcytri	13		19,0	A	3,8
Hemicycliophorid	<i>Hemicycliophora</i>	cf. <i>typica</i>	de Man, 1921	Hcyt	1		2,3	A	10,8
Hemicycliophorid	<i>Hemicycliophora</i>		de Man, 1921	HCY	50		63,0		3,5
Hemicycliophorid	<i>Loofia</i>	<i>thienemanni</i>	(Schneider, 1925)	Loot	2		1,8	A	3
Hemicycliophorid	<i>Loofia</i>		Siddiqi, 1980	Loo	2		3,1		2,9
Hemicycliophorid	<i>Hemicycliophorida</i>		Scarbilovich, 1959	HC	2		4,1		11,1
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf.	Micoletzky, 1922	Partylbu	8		10,6	A	10,5
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>hamatus</i>	Thorne & Allen, 1950	Partylh	3		3,8	T	11,4
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>microdorus</i>	Andrássy, 1959	Partylm	6		4,8	A	13,2
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>nanus</i>	Cobb, 1923	Partyln	1		1,6	A	11
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>projectus</i>	Jenkins, 1956	Partylpr	4		4,2	A	10,7
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>tateae</i>	Wu & Townsend, 1973	Partylt	5		4,4	T	13,9
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>goodeyi</i>	Oostenbrink 1953	Partylgo	23		24,4	T	10,3
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	cf. <i>strahleni</i>	(de Coninck 1931)	Partylstr	30		34,2	T	10,4
Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>		Micoletzky 1922	Partyl	35		37,6		11,2
Paratylenchidae	<i>Paratylenchidae</i>		(Thorne, 1949)	Party	63		83,3		9,3
Anguinidae	<i>Ditylenchus</i>	cf. <i>convallariae</i>	Sturhan & Friedman, 1965	Ditconv	1		1,5	T	6,1
Anguinidae	<i>Ditylenchus</i>	cf. <i>dipsaci</i>	(Kühn 1857)	Ditdip	1		1,0	T	7,2
Anguinidae	<i>Ditylenchus</i>		Filipjev, 1936	Dit	1		1,0	T	3,9
Anguinidae	<i>Pseudhalenchus</i>		Tarjan 1958	Pseudh	1		2,0	T	12,3
Anguinidae	<i>Anguinidae</i>		Nicoll, 1935	Ang	4		4,5		9,3
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	cf. <i>exallus</i>	Sher, 1966	Helex	4		2,9	T	6,4

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	"lunulacaud"	indet.	Hellun	1		0,5		4,9
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	<i>pseudorobustus</i>	(Steiner, 1914)	helpr	56		63,6	A	4,8
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	<i>paxilli</i>	Yuen, 1964	Helpx	1		1,5	T	4,5
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	cf. <i>varicaudatus</i>	Yuen, 1964	Helvc	103		149,3	A	6,6
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>		Steiner, 1945	Hel	392		516,2		5,8
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>	<i>blothrotylus</i>	(Baldwin & Bell, 1981)	Parrotbl	1		1,6	T	7,8
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>	cf. <i>fallorobustus</i>	Sher, 1965	Rotfall	4		7,7	T	2,8
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>	<i>goodeyi</i>	Loof & Oostenbrink, 1958	Rotgod	4		6,0	T	4,1
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>	<i>pumilus</i>	(Perry, 1959)	Rotpu	34		53,2	T	6,7
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>	cf. <i>robustus</i>	(de Man, 1876)	Rotrob	1		0,9	A	2,4
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchus</i>		Filipjev, 1936	Rot	50		72,3		6,6
Hoplolaimidae	Hoplolaimidae		Filipjev, 1934	Hop	104		161,0		7
Tylenchidae	<i>Aglenchus</i>	<i>agricola</i>	(de Man, 1884)	Aglag	185		204,1	A	7,4
Tylenchidae	<i>Aglenchus</i>		Andrássy, 1954	Agl	53		55,4		7,7
Tylenchidae	<i>Basiria</i>	cf. <i>flandriensis</i>	Geraert, 1968	Bsrfl	4		3,7	A	11,7
Tylenchidae	<i>Basiria</i>		Siddiqi, 1959	Bsr	3		3,8		12
Tylenchidae	<i>Boleodorus</i>	cf. <i>thylactus</i>	Thorne, 1941	Bolth	1		2,0	T	7,2
Tylenchidae	<i>Boleodorus</i>	cf. <i>volutus</i>	Lima & Siddiqi, 1963	Bolv	2		1,4	T	9,9
Tylenchidae	<i>Boleodorus</i>		Thorne, 1941	Bol	1		2,0		7,2
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>alacinatus</i>	Siddiqi, 1981	Cosala	3		6,1	T	7
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>cocophilus</i>	Andrássy, 1982	coscoc	21		30,9	T	7,7
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>costatus</i>	(de Man, 1921)	Coscst	60		79,6	A	7,6
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	" <i>elongatus</i> "	indet.	Coselo	2		2,9		7
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>indicus</i>	(Khan, Chawla & Andrassy, 1983)	Cosind	1		0,5	T	8,6
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>lateralis</i>	Andrássy, 1983	Cosl	1		0,0	T	7,6
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>pastor</i>	Andrássy, 1982	Cospast	1		0,5	T	8,3
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>rhombus</i>	Andrássy, 1982	Cosrh	4		2,6	T	6,6
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	cf. <i>turkeyensis</i>	Siddiqi, 1981	Costurk	1		1,9	T	9,4
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>	.X	indet.	Cosx	2		0,0		6,8
Tylenchidae	<i>Coslenchus</i>		Siddiqi, 1978	Cos	157		187,8		7,2
Tylenchidae	<i>Ottolenchus</i>	cf. <i>discrepans</i>	(Andrássy, 1954)	Fildsc	33		50,3	T	13,1
Tylenchidae	<i>Ottolenchus</i>	cf. <i>helenae</i>	(Szczygiel 1969)	Filhel	2		1,9	T	15,3
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>baloghi</i>	(Andrássy, 1958)	Filbl	2		3,1	T	9,6
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>misellus</i>	(Andrássy, 1958)	Filmis	2		2,3	T	12,9
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>quartus</i>	(Szczygiel, 1969)	Filqu	14		23,0	T	9,2
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>thornei</i>	(Andrássy, 1954)	Filth	8		10,3	T	5,6
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>filiformis</i>	(Bütschli, 1873)	Filvg	11		12,8	T	7,2
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>	cf. <i>zaphari</i>	(Mavljánov, 1976)	Filzp	16		21,8	T	12,9
Tylenchidae	<i>Filenchus</i>		Andrássy, 1954	Fil	121		155,2		9,1
Tylenchidae	<i>Lelenchus</i>	cf. <i>leptosoma</i>	(de Man 1880)	lell	37		41,6	A	10,3
Tylenchidae	<i>Lelenchus</i>		Andrássy, 1954	Lel	102		108,7		9,9
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	cf. <i>acarayensis</i>	Andrássy, 1968	Malac	2		2,6	A	9,7
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	cf. <i>andrassyi</i>	Merny, 1970	Malan	4		6,8	A	8,5
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	cf. <i>bryanti</i>	Knobloch, 1976	Malbn	2		0,9	T	9
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	cf. <i>bryophilus</i>	(Steiner, 1914)	Malbp	15		22,0	A	12,2
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	<i>exiguus</i>	(Massey, 1969)	Mallex	3		4,5	T	9
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	<i>nanellus</i>	Siddiqi 1979	Malna	1		2,0	T	11,1
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	sp. 5	indet.	Malpar	1		2,0		10,6
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>	<i>truncatus</i>	Knobloch, 1976	Maltr	1		2,0	T	6
Tylenchidae	<i>Malenchus</i>		Andrássy, 1968	Mal	75		87,2		9,8
Tylenchidae	<i>Miculenchus</i>	<i>salvus</i>	(Andrássy, 1959)	Mles	19		23,4	T	7,4
Tylenchidae	<i>Miculenchus</i>	sp. 2	indet.	Mle2	2		2,2		6,8
Tylenchidae	<i>Neopsilenchus</i>	cf. <i>minor</i>	(Geraert, 1968)	Neopsi	55		78,7	T	9,1
Tylenchidae	<i>Neopsilenchus</i>		Thorne & Malek, 1968	Neopsi	47		69,1		9,2
Tylenchidae	cf. <i>Polenchus</i>		Andrássy, 1980	Pol	2		1,8		7,6
Tylenchidae	<i>Psilenchus</i>	<i>terextremus</i>	Hagemeyer & Allen, 1921	Psiter	5		8,4	T	5
Tylenchidae	<i>Psilenchus</i>		de Man, 1921	Psi	30		38,5		10,5
Tylenchidae	<i>Tylenchus</i>	cf. <i>elegans</i>	de Man, 1876	Tylelg	1		0,9	A	5,4
Tylenchidae	<i>Tylenchus</i>	cf. <i>rex</i>	Andrássy, 1979	Tylrex	1		0,9	T	4,1

Familie	Gattung	Art	Autor	Kürzel	Anzahl	Mo♂♀ prop.	Norm. Anzahl	Hab	Gen.- zahl
Tylenchidae	<i>Tylenchus</i>		Bastian, 1865	Tyl	30		23,6		8,7
Tylenchidae	<i>Tylenchidae</i>		Örley, 1880	Ty	1647		1913,2		10,1
Tylodoridae	<i>Cephalenchus</i>	<i>cf. leptus</i>	Siddiqi, 1963	Cenlp	3		1,9	A	7,3
Tylodoridae	<i>Cephalenchus</i>		Goodey, 1962	Cen	16		15,6		7,8
Tylodoridae	<i>Pleurotylenchus</i>	<i>sachsi</i>	(Hirschmann, 1952)	Plts	6		5,9	A	7,5
Tylodoridae	<i>Pleurotylenchus</i>		Szczygiel, 1969	plt	2		0,9		7,4
Tylodoridae	<i>Tylodoridae</i>		Paramonov, 1968	TL	7		4,1		7,6
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	<i>cf. crenatus</i>	Loof, 1960	Prtcre	1		0,9	A	9,3
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	<i>cf. penetrans</i>	(Cobb, 1917)	Prtp	2		1,7	T	9,5
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	<i>cf. pratensis</i>	(de Man, 1880)	Prtppt	2		3,3	T	8,9
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	<i>cf. vulnus</i>	Allen & Jensen, 1951	Prtvu	1		2,0	T	9,4
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>		Thorne, 1949	Prt	53		67,2		10
Pratylenchidae	<i>cf. Hoplotylus</i>	<i>femina</i>	s'Jacob 1960	Hoptylf	1		2,0	T	9,9
Belonolaimidae	<i>Nagelus</i>	<i>cf. alpinensis</i>	Doucet & Luc, 1981	Nagalp	10		12,6	A	4,4
Belonolaimidae	<i>Nagelus</i>	<i>cf. leptus</i>	(Allen, 1955)	Naglep	3		4,9	A	4,3
Belonolaimidae	<i>Nagelus</i>	<i>cf. obscurus</i>	(Allen, 1955)	Nagobs	31		46,7	A	4
Belonolaimidae	<i>Nagelus</i>		Thorne & Malek, 1968	Nag	136		210,2		5,3
Belonolaimidae	<i>Tylenchorhynchus</i>		Cobb, 1930	trh	5		3,9	T	2,2
	<i>Tylenchina</i>	indet.	Thorne, 1949	T	269		375,5		8,6
Dolichodoridae	<i>Amplimerlinius</i>	<i>cf. caroli</i>	Fortuner, 1985	Apmc	2		1,0	T	4,3
Dolichodoridae	<i>cf. Geocenamus</i>	<i>tenuidens</i>	Thorne & Malek, 1968	Geoct	1		0,9	T	4,8
Dolichodoridae	<i>Merlinius</i>		Siddiqi, 1970	Mrl	1		0,5		4,9
Telotylenchidae	<i>Neodolichorhynchus</i>	<i>cf. lamelliferus</i>	de Man, 1880	Dlrhyla	27		43,1	T	4,1
Telotylenchidae	<i>Neodolichorhynchus</i>	<i>"longicaudatus"</i>	indet.	Dlrhyla	1		1,5	T	4,1
Telotylenchidae	<i>Neodolichorhynchus</i>		Jairajpuri & Hunt, 1984	Dlrhy	13		19,8	T	4,1
Telotylenchidae	<i>Telotylenchidae</i>		Siddiqi, 1960	DI	62		81,8		5,8
Heteroderidae	<i>Heterodera</i>		Schmidt, 1871	Htd	1		0,6		3,1
Meloidogynidae	<i>Meloidogyne</i>		Göldi, 1877	Mel	1		0,5		0
Bunonematidae	<i>Bunonema</i>	<i>reticulatum</i>	Richters, 1905	Bunre	5		2,3	T	8,9
Bunonematidae	<i>Bunonema</i>		Jägerskiöld, 1905	Bun	1		1,8		8,9
Bunonematidae	<i>Bunonematidae</i>		Micoletzky, 1922	Bu	3		5,1		8,9
Diplogastridae	<i>cf. Diplogasteritis</i>		Paramonov, 1952	Dgus	2		7,2	T	4,4
Diplogastridae	<i>Diplogastroididae</i>		Filipjev & Schuurmans Stekhoven, 1941	Dgoi	3		5,4		4,7
Odontopharyngid	<i>Odontopharynx</i>	<i>longicaudata</i>	de Man, 1912	Opxl	5		7,9	T	6,7
Diplogastridae	<i>Diplogastroidea</i>		Micoletzky, 1922	Dg	14		20,1		3,4
	<i>Rhabditina</i>		Chitwood, 1933	R	76		80,3		12,3
Rhabditidae	<i>Bursilla</i>	<i>monhystera</i>	(Bütschli, 1873)	Burmoh	14		18,4	T	6,8
Rhabditidae	<i>Protorhabditis</i>	<i>cf. filiformis</i>	(Bütschli 1873)	Protrhf	1		1,8	T	5,2
Rhabditidae	<i>Rhabditis</i>		Dujardin, 1845	rha	4		1,8	T	6,4
Rhabditidae	<i>Rhabditidae</i>		Örley, 1880	Rh	194		261,3		4,5
Heterorhabditidae	<i>cf. Heterorhabditis</i>		Poinar, 1976	HET	1		0,5	T	0
	<i>Dauerlarve</i>		indet.	Dauerl	2		1,3		16,6

Die Angaben der Tab. 26 enthalten auch Kategorien höherer Taxa für Individuen, die nicht auf Artniveau bestimmt werden konnten. Um eine zutreffende Abschätzung des Artenreichtums zu ermöglichen, wurden für die folgende Aufstellung nur A) echte Arten gewertet sowie B) solche höheren systematischen Gruppen, deren Individuen zwar nicht weiter bestimmt wurden, die aber mindestens einem weiteren, ansonsten durch keine andere Einheit abgedeckten Taxon angehören mussten, also mit Sicherheit keiner der abgegrenzten Arten zugehören konnten. So eingestufte Taxa wurden mit L für limnisch, A für amphibisch und T für terrestrisch in der Tabelle gekennzeichnet. Nach dieser Liste wurden insgesamt nur 53 taxonomische Einheiten nachgewiesen, die als rein oder überwiegend limnisch gelten, 98 als amphibisch und 90 als terrestrisch eingestufte. Als amphibisch wurden hier auch Arten

gewertet, die in der Regel in terrestrischen Proben auftreten, aber bereits von anderen Autoren in aquatischen Habitaten nachgewiesen wurden (siehe insbesondere Eyualet-Abebe et al. 2006a). Insgesamt sind damit 241 Taxa in den Sedimentproben des Breitenbaches nachgewiesen worden, allerdings nicht alle auf Artniveau. Diese Ziffer ist als eine konservative Abschätzung der tatsächlichen Artenzahl anzusehen, siehe auch Artensättigungskurven, S. 280. Die Gesamtabundanz verteilte sich auf die drei Haupthabitattypen wie folgt (Abb. 27)²⁷.

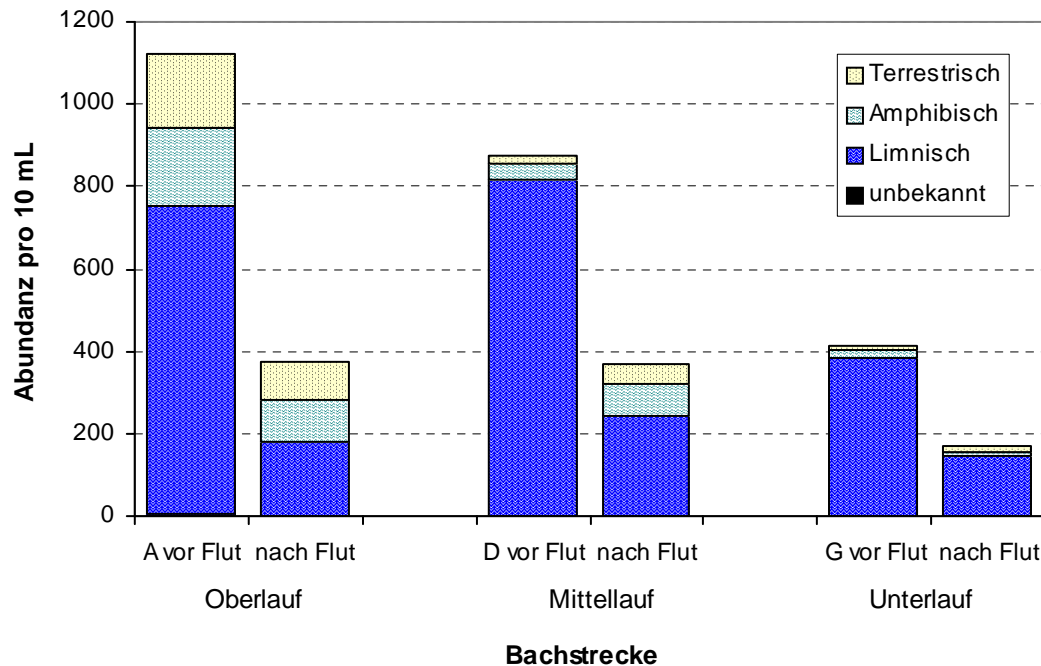


Abb. 27 Anteile limnischer, amphibischer und terrestrischer Taxa im Bachlängslauf, differenziert zwischen vor dem Winterhochwasser und nach dem Winterhochwasser gesammelten Proben.

Trotz vergleichsweise niedrigerer Artanzahl stellten die rein limnischen Formen in allen außer den Oberlaufproben nach dem Hochwasser die Mehrheit der Individuen. Rechnet man limnische und amphibische Taxa zusammen, machten sie generell über 75% der Gesamtanzahlen aus, auch im Oberlauf, wo allgemein der höchste Anteil nicht-limnischer Taxa angetroffen wurde. An allen Standorten war der Anteil limnischer Taxa an der Gesamtabundanz nach dem Hochwasser deutlich niedriger als davor, was insbesondere an den starken Einbrüchen bei den Monhysteriden lag. Während die höchsten Gesamtpopulationsdichten im Oberlauf gefunden wurden, wurden die höchsten Individuendichten limnischer Taxa im Mittellauf beobachtet. Im Unterlauf wurden sowohl vor als auch nach dem Hochwasser die niedrigsten Individuenzahlen beobachtet, gleichzeitig war jedoch der Anteil limnischer Taxa am höchsten (siehe auch Tab. 46 und Diskussion).

²⁷ Hier werden selbstverständlich nicht nur die in Tab. 26 mit Habitatbezeichnung versehenen Taxa gewertet, sondern alle. Bei einigen höheren Kategorien oder ganz unbestimmbaren Individuen konnte keine Angabe zum Haupthabitat gemacht werden, diese Kategorie "unbekannt" spielte quantitativ jedoch keine Rolle.

Die bei den einzelnen Arten angeführten Habitate und ökologischen Einordnungen wurden – soweit nicht anders angegeben – den relevanten Sektionen von Eyualem-Abebe et al. 2006a entnommen, die ihrerseits eine Kompilation der relevanten Literatur des letzten Jahrhunderts darstellen. Nur in einigen Fällen wurden diese Angaben durch weitere Einzelangaben anderer Publikationen ergänzt.

6.2.2 Ergebnisse der Wasserpflanzenproben

Weiterhin wurden 24 Proben von Wasserpflanzen extrahiert (manuelles Abspülen mit Breitstrahldüse, Flotationsextraktion des detritusreichen Siebrückstandes mit Ludox, spezifische Dichte 1,18), von denen jedoch nur 6 Proben quantitativ ausgewertet wurden. Die *Fontinalis*-Probe war die mit Abstand detritusreichste Probe. Ergebnisse siehe Tab. 27.

Tab. 27: Quantitativ ausgewertete Wasserpflanzenproben

Species	Proben- stelle	Biomasse (Abtropfgewicht)	Volumen in situ, ca.	Anzahl extrahierter Nematoden
<i>Myosotis palustris</i>	A	28,1 g	300 ml	29
<i>Myosotis palustris</i>	A	30,0 g	300 ml	19
<i>Galium palustre</i>	A	35,2 g	300 ml	9
<i>Galium palustre</i>	A	42,9 g	300 ml	45
<i>Fontinalis antipyretica</i>	E	32,1 g	200 ml	627
<i>Myosotis palustris</i>	E	52,6 g	500 ml	70

Nematoden wurden in den Pflanzenproben in deutlich niedrigerer Dichte gefunden als im Sediment, nur die *Fontinalis*-Probe enthielt vergleichbare Individuendichten²⁸ wie Sedimentproben. Auch in den Wasserpflanzen dominierten die Monhysteridae mit Anteilen zwischen 48% und 91%. Die beiden häufigsten Arten waren *E. breitenbachi*, gefolgt von *E. dispar*. Weitere regelmäßig gefundene Familien waren (Reihenfolge in absteigender Bedeutung) die Plectidae, Tylenchidae, Criconematidae und Aphelenchoididae. Größere Prädatoren verschiedener Dorylaimiden-Familien, der Tobrilidae, Ironidae und Mononchidae traten in wenigen Individuen auf.

²⁸ Für den Vergleich wurde das Abtropfgewicht der Wasserpflanzenprobe mit dem Nassgewicht der Sedimentproben gleichgesetzt. Bei einem mittleren spezifischen Gewicht von 1,68 g /ml Sediment wurden im Mittel etwa 30,4 Individuen pro g Sediment (Nassgewicht) beobachtet, verglichen mit 19,5 Individuen pro g *Fontinalis*.

6.2.3 Quantitative Ergebnisse der Sedimentproben

Insgesamt wurden 583 Proben genommen, die anfangs mit ungenügenden Extraktionsmethoden bearbeitet wurden. 374 Proben wurden mit Flotations-Zentrifugations-Methoden extrahiert, von diesen aus Kapazitätsgründen jedoch nur 105 Sedimentproben quantitativ ausgewertet (zu Dauerpräparaten verarbeitet und bestimmt).

33384 Individuen wurden insgesamt bestimmt und morphometrisch vermessen. Davon waren 30660 Nematoden in den 105 Sedimentproben enthalten²⁹, die quantitativ unter Berücksichtigung aller Kompensationsfaktoren (Zahl der Extraktionsschritte, Extraktionsmethode und Extraktionsflüssigkeit, Probenvolumen) 53619,6 Individuen aus 1050 ml Sediment entsprachen und entsprechend ausgewertet wurden.

Die mittlere Besiedlungsdichte (als arithmetisches Mittel) entsprach etwa 51 Individuen pro ml Sediment (Min. = 2,7 Ind./ml, Max = 787 Ind./ml). Der Median lag bei 29,4 Individuen pro ml, die 25% und 75% - Quantile bei 15 und 50 Ind./ ml und die 5% und 95% - Quantile bei 4,6 und 109 Ind./ml. Die mittlere Biomasse (Frischgewicht) lag bei 8,9 µg/ml Sediment, weitere Details und Produktionsberechnung siehe S. 317.

Der zeitliche Verlauf der Abundanzen an den drei Probenstellen wird in Abb. 28 dargestellt. Von den starken Unterschieden zu Beginn der Beprobung abgesehen war die Besiedlung des Oberlaufes relativ gleichförmig. Die Schwankungen im Mittellauf waren stärker, wobei es für das Minimum des Oktober 94 keine Erklärung gibt, während der Abfall von Januar auf März 1995 mit dem Winterhochwasser koinzidiert. Gleiches gilt für die Besiedlung des Oberlaufes, die zeitgleich mit dem Winterhochwasser deutlich abfiel.

Da manche Probentermine nur durch ein oder zwei Proben abgedeckt waren und daher nicht repräsentativ für den Termin sein müssen, wurden bei den Abundanzdarstellungen der einzelnen Arten die Probentermine zu Jahreszeiten zusammengefasst dargestellt.

Während am Oberlauf die Abundanzdaten zwischen den Terminen sich nicht signifikant voneinander unterschieden ($p = 0,056$), waren im Mittel und Unterlauf signifikante Unterschiede festzustellen ($p = 0,026$ und $0,025$; Kruskal-Wallis H-Test).

²⁹ Präparate nur von 28358 Individuen, da bei vier Proben mit sehr hohen Abundanzen nur die Hälfte oder ein Viertel aller Individuen präpariert und bestimmt wurden.

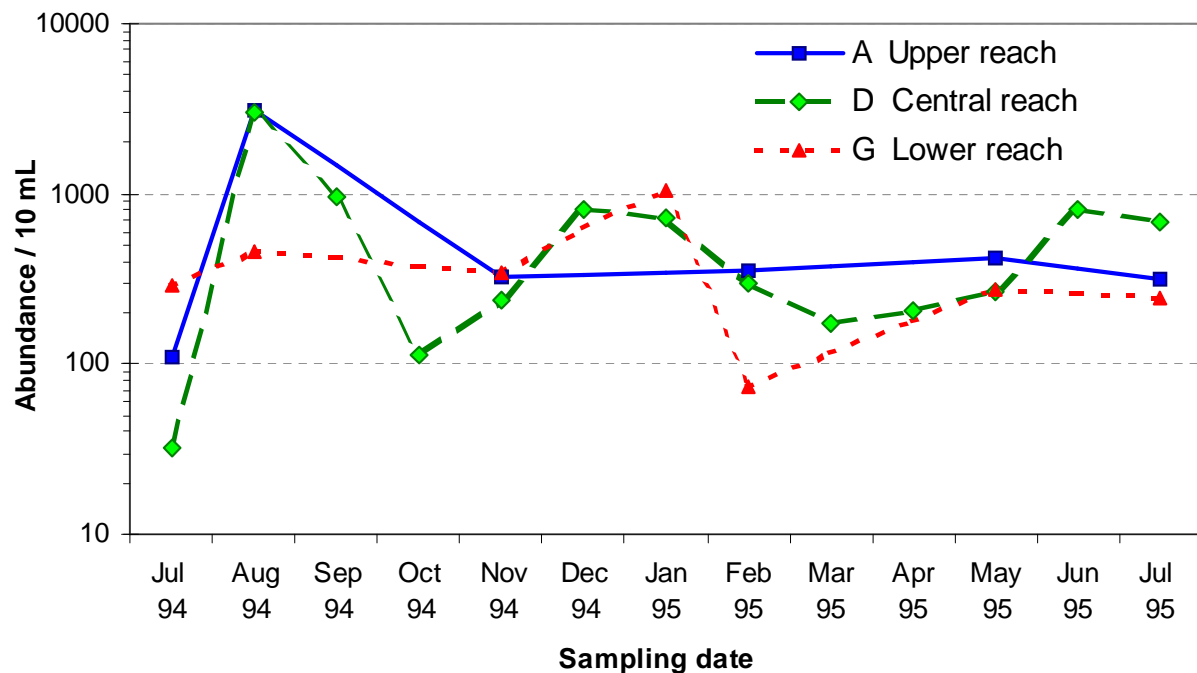


Abb. 28: Nematoden-Gesamtabundanz pro Probenstelle im Jahreslauf

Die Mehrheit der im Breitenbach nachgewiesenen Arten war nur mit Weibchen und Juvenilen vertreten. Von der Gesamtpopulation waren 72,5% aller gesammelten Individuen Juvenile, 25,8% Weibchen, von denen etwa ein Fünftel gravid war, und nur 1,3% Männchen. Weiterhin wurden 0,4% aller Individuen im Eistadium gesammelt. Nur bei insgesamt 80 differenzierten taxonomischen Einheiten (von 372, dazu gehören allerdings auch höhere taxonomische Kategorien) traten überhaupt Männchen auf. Bei den folgenden Arten bzw. Gattungen war das Geschlechterverhältnis etwa ausgeglichen: *Nagelus* spp., *Tripyla filicaudata*, sowie *Diphterophora communis*. Auch bei den nicht weiter bestimmten Tylenchida traten etwa ebenso viele Männchen wie Weibchen auf. Bei weiteren Arten bzw. höheren systematischen Kategorien waren aufgrund geringer Abundanzen keine sicheren Aussagen möglich. Bei den folgenden kann aber von einem etwa ausgeglichenen Geschlechterverhältnis ausgegangen werden: *Filenchus* spp., *Psilenchus terexemus*, *Dolichorhynchus lamelliferus*, *Heterocephalobus* spp., *Tobrilus aberrans*, *Axonchium* sp. (*propinquum*?), *Oxidirus* spp., *Trichodorus similis* sowie Mermithidae. Bei *S. pellucidus* wurden Weibchen und Männchen im Verhältnis von etwa 2:1 gefunden, bei *Alaimus* cf. *primitivus* im Verhältnis von 3:1 und bei *Ironus tenuicaudatus* im Verhältnis 4:1. In allen drei Fällen sind die Unterschiede signifikant (t-Test). Bei 229 Taxa wurden im Breitenbach deutlich mehr Weibchen als Männchen gefunden (Verhältnis 10: 1 oder höher). Dazu gehörten auch alle *Monhystera*-Arten, die nach den Literaturangaben grundsätzlich zweigeschlechtlich sein sollten.

Insgesamt wurden 375 verschiedene Einheiten taxonomisch differenziert. Darunter waren allerdings 134 Einheiten nicht genau bestimmbarer Individuen, die zu Gattungen oder höheren taxonomischen Kategorien gehören, von denen mindestens eine Art nachgewiesen wurde. Unter der Annahme, dass diese nachgewiesene Art jeweils die einzige der Gattung sei,

bleibt der Nachweis von 241 taxonomischen Einheiten, im folgenden verkürzt als Arten³⁰ bezeichnet. Diese verteilten sich auf 124 Gattungen oder noch höhere Kategorien. Von den 241 Arten war nur eine als eudominant einzustufen (Dominanzklassen siehe Tab. 28), die unbeschriebene Art *Eumonhystera breitenbachi* n.sp. der etwa 27% der bestimmten Individuen angehörten, dies schließt zugeordnete Juvenile ein. Eine weitere Einheit, nämlich die nicht bestimmbar Individuen der Gattung *Eumonhystera*, machten ebenfalls mehr als 10% der Lebensgemeinschaft aus. Zwei weitere Arten waren dominant, *E. dispar* und *E. vulgaris*, ebenfalls Juvenile berücksichtigend, jeweils mit knapp 6% aller Individuen. Subdominante Arten waren auch *Monhystera paludicola* und *M. sp. 2*, wenn Juvenile den Anteilen der Adulten entsprechend zugeordnet werden. Auch *E. filiformis*, *E. sp. 7* sowie *Prismatolaimus sp. 4*. hatten nach der Zahl der Adulten subdominante Vorkommen. Rezedente Vorkommen wurden unter der gleichen Voraussetzung bei den Arten *Monhystera sp. 3*, *M. sp. 4* und *M. sp. 6* beobachtet, bei der Gattung *Monhystrella* (*M. sp. 2*), bei *E. sp. 8*, *Prismatolaimus sp. 4*. sowie *Plectus exinocaudatus*. Bei der Gattung *Tobrilus* konnte ein Grossteil der Juvenilen sicher den Arten zugeordnet werden; die beiden Arten *E. allophysis* und *S. pellucidus* hatten rezedente Vorkommen. Auch *Aglenchus agricola* wies ein rezedentes Vorkommen auf, wenn die fraglichen Juvenilen korrekt zugeordnet wurden. Demnach hatten 16 Arten Vorkommen von mehr als 1% der Gemeinschaft, die übrigen 225 Arten waren subrezedent.

Bei Betrachtung der Kategorien "wie bestimmt" hatten auch unbestimmbare Tylenchidae, sowie nur bis zur Gattung bestimmbar Individuen der Gattungen *Monhystera* und *Monhystrella* subdominante Vorkommen. Rezedente Gruppen waren auf Gattungsniveau bestimmte Individuen der Gattungen *Prismatolaimus* und *Plectus*.

Tab. 28: Definition der Dominanzklassen (nach Palissa & Klimt 1979) .

Dominanzklassen:		Taxa	
subrezedent	≤1%	225	
rezedent	>1 – 2%	8	r
subdominant	>2 – 5%	5	sd
dominant	>5 – 10%	2	d
eudominant	>10%	1	eud

³⁰ Nicht alle taxonomischen Einheiten konnten auf Artniveau differenziert werden. Als taxonomische Einheit werden auch Individuen gewertet, die einer höheren taxonomischen Kategorie angehörten, die nicht weiter differenziert werden konnte, jedoch von anderen Einheiten deutlich verschieden war. Dies gilt insbesondere für Dorylaimiden, bei denen eine Reihe von Gattungen mit jeweils wenigen juvenilen Individuen in den Proben vertreten waren.

6.2.4 Zusammenhänge zwischen Sedimenttypen und Nematodenabundanz

12 visuell unterschiedene Sedimenttypen wurden differenziert, allerdings manche nur mit Einzelproben ausgewertet. In den aktuell in Umlagerung begriffenen kiesig-sandigen Sedimenten wurden generell die höchsten Abundanzen gefunden, gefolgt von den sandigen Sedimenten mit erhöhtem organischen Anteil sowie den frisch angeschwemmten sandigen Sedimenten, die relativ geringe Anteile partikulären organischen Materials aufwiesen. Die wenigsten Individuen fanden sich in alten kolmatierten organischen Sedimenten des Unterlaufes sowie in anoxischen Sedimenten. Auf eine Darstellung von Details zu diesen Sedimentklassen wird jedoch verzichtet, stattdessen wurden einige der gemessenen Sedimentparameter mit den Abundanzen der einzeln behandelten Taxa in Beziehung gesetzt und auf mögliche Korrelationen mit den Nematodenabundanzen hin überprüft; Details dazu bei den einzelnen Arten, Tafeln 1 - 39 sowie Ergebnisse der multivariaten Statistik. Zu Kreuzkorrelationen zwischen verschiedenen Sedimentparametern siehe Tab. 5, S. 56.

6.2.5 Verteilung ausgewählter Arten im Sediment des Breitenbachs - Analyse der Nematodengemeinschaft des Breitenbachs in zeitlich- räumlicher Verteilung

Für eine Reihe von Arten oder höheren taxonomischen Einheiten wird im folgenden die Verteilung im Breitenbach analysiert. Dabei musste eine Auswahl getroffen werden. Alle dominanten und rezedenten Arten werden behandelt, aber daneben auch einige seltenere mit abweichendem ökologischem Profil, während auf die Darstellung anderer häufigerer Arten mit sich wiederholendem ökologischen Profil verzichtet wurde. Eine Übersicht über die behandelten systematischen Einheiten gibt auch das Verzeichnis der Tafeln.

Auf den Tafeln werden in den Diagrammen a-c die Abundanzen im Jahreslauf dargestellt, wobei alle innerhalb eines Dreimonats-Quartals³¹ (einer Jahreszeit) zusammengefasst dargestellt werden. Es wurde die übliche "boxplot"-Darstellung verwendet mit Median, 25% und 75% Quartilen durch die Box und Minimum sowie Maximum durch die Fehlerindikatoren dargestellt. Zusätzlich werden die arithmetischen Mittelwerte als mit Linien verbundene Kreissignaturen dargestellt.

Weiterhin wird der Anteil der jeweiligen Art oder Gruppe an der gesamten Lebensgemeinschaft angegeben (Asterix mit gestrichelter Linie). Dieses Element fehlt bei Tafel 1 (Gesamtabundanz: Anteil immer 100%)

³¹ Frühjahr: April – Juni; Sommer: Juli – September; Herbst: Oktober – Dezember; und Winter: Januar – März. Die Probennahmen erfolgten in der Monatsmitte. Die letzte Probennahme erfolgte am 15. Juli 1995 (als Sommer 95 dargestellt)

In den Diagrammen d – i werden auf der Abszisse ausgewählte Sedimentparameter dargestellt, auf der Ordinate die zugehörigen Abundanzen. Jeder Punkt stellt eine Probe dar ($n = 46$, da nur von 46 Proben sowohl Nematodenabundanzen als auch alle Sedimentparameter bestimmt wurden). Die Proben wurden optisch differenziert hinsichtlich ihrer Lage im Bachlauf und des Zeitraumes (vor oder nach dem Hochwasser) wie folgt: blaue Quadrate: Oberlauf, grüne Rauten: Mittellauf und rote Dreiecke: Unterlauf. Proben, die vor dem Hochwasser genommen wurden, werden mit transparenten, nach dem Hochwasser gezogene mit deckend gefärbten Signaturen dargestellt.

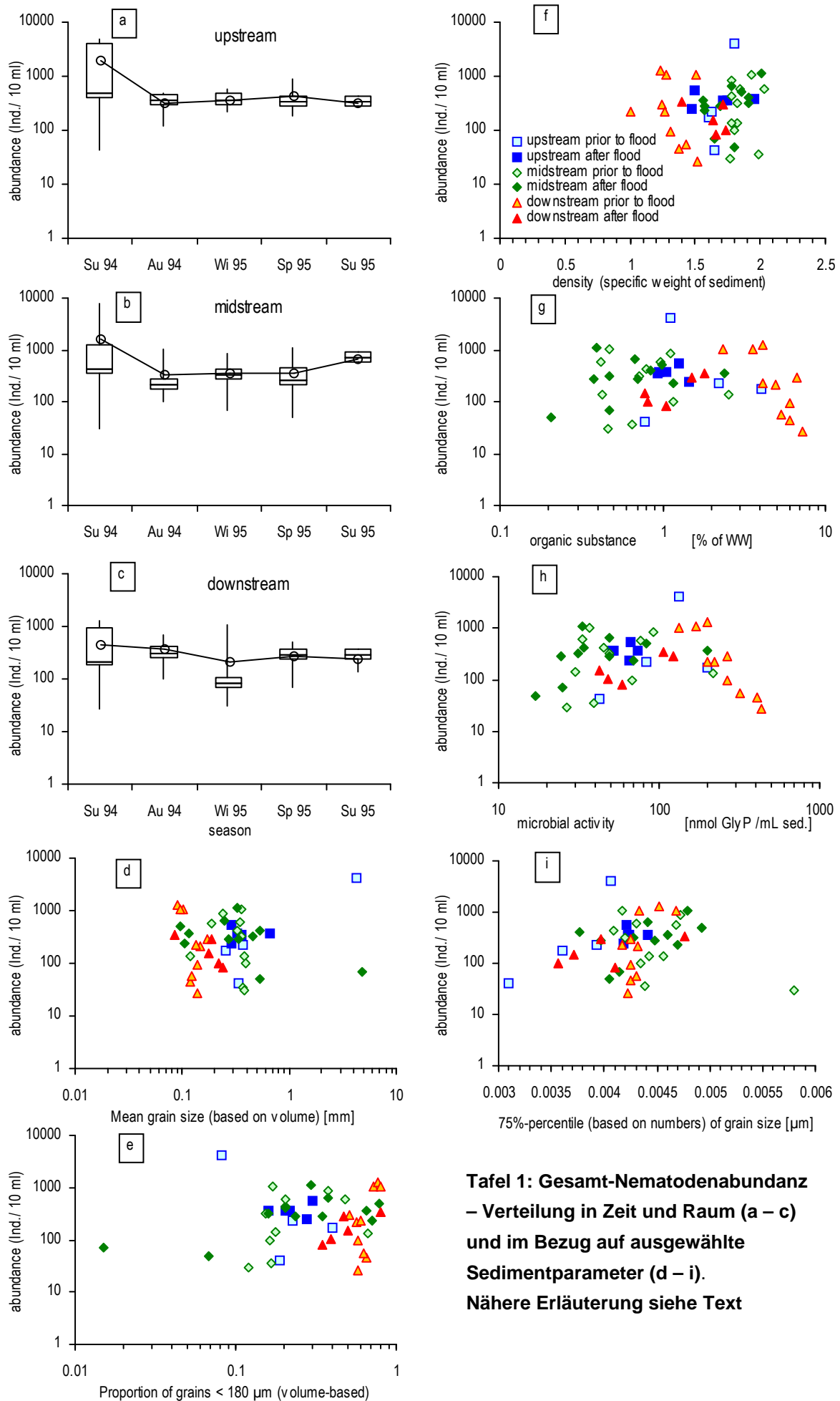
6.2.5.1 Zeitlich-räumliche Verteilung der Gesamtabundanz

Die Gesamtabundanz aller Nematoden ist auf Tafel 1 dargestellt. Im Oberlauf waren die höchsten Besiedlungsdichten im Sommer 1994 zu beobachten, ansonsten war die mittlere Abundanz relativ gleichförmig. Im Mittellauf und Unterlauf waren die niedrigsten Nematodenabundanzen im Winter zu verzeichnen, also während der stärksten Wasserschüttung. Die mittlere Besiedlungsdichte lag bei 51 Nematoden pro ml Sediment (arithmetisches Mittel), der Median lag bei 30 Nematoden pro ml (3,0 – 787,4). In allen Proben wurden Nematoden gefunden.

Die höchsten Individuenzahlen wurden in Spätsommerproben im Mittellauf beobachtet (August 1994), gefolgt von zwei arten- und individuenreichen Oberlaufproben (ebenfalls vom August 1994). Die niedrigsten Individuenzahlen der obersten Sedimentschicht wurden ebenfalls im Mittellauf gesammelt (April 1995), ähnlich niedrige Individuenzahlen waren in tieferen, anoxischen Schichten zu beobachten (s.u.). Zu zusammenfassenden Indices wie Diversitäts- und Ähnlichkeitsindices siehe 6.2.8 - Zusammenfassende Analyse der Nematoden-Lebensgemeinschaft.

Vertikalverteilung:

Von den 6 Proben, bei denen die Schichten 0-2 cm und 2-5 cm separat ausgewertet wurden, war in 5 von 6 Fällen die Besiedlungsdichte in der oberen Schicht (im Mittel 89,9 Ind./ml) höher als in der mittleren Schicht (im Mittel 41,8 Ind./ml), wobei die Unterschiede im Mittellauf nur gering, im Unterlauf dagegen deutlich waren. Dass die Unterschiede nicht signifikant waren, lag mit hoher Wahrscheinlichkeit nur an der geringen Probenzahl (Mann-Whitney U-Test). Insbesondere im Unterlauf waren manche Proben schon ab einer Tiefe von 1 cm anoxisch, was immer mit geringer Individuenzahl koinzidierte. Die niedrigsten Abundanzen traten in tiefen, anoxischen Sedimenten im Unterlauf auf (ca. 5 - 10 cm Tiefe). Nur drei Proben dieses Typs wurden quantitativ ausgewertet; sie enthielten nur 2,7 - 5,5 Individuen pro ml Sediment, die Abundanzen unterschieden sich signifikant von denen der oberen und mittleren Schicht. Abgesehen von Einzelfunden waren in dieser tiefen und anoxischen Schicht jeweils mehrere unbestimmbare *Eumonhystera* und *Monhystera* Individuen vorhanden (juvenile), *Tobrilus* cf. *aberrans*, *Semitobrilus pellucidus*, *Mononchus* sp. sowie mehrere *Criconema*- Individuen, die möglicherweise der Art *C. demani* angehören.



Tafel 1: Gesamt-Nematodenabundanz – Verteilung in Zeit und Raum (a – c) und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i). Nähere Erläuterung siehe Text

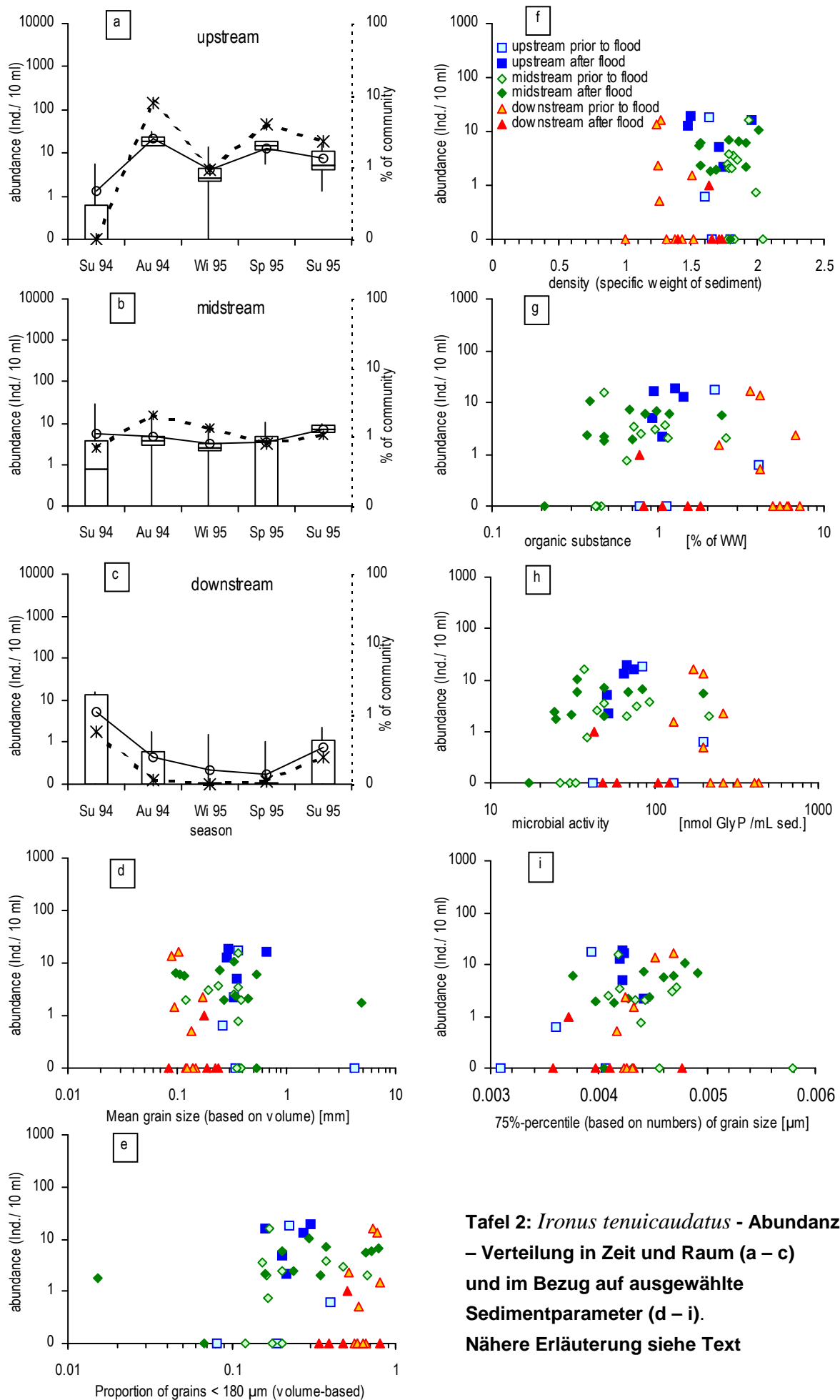
6.2.5.2 *Ironus tenuicaudatus*

Die Gattung *Ironus* trat mit mindestens fünf Arten auf (*I. ignavus*, *I. longicaudatus*, *I. macramphis*, *I. sp. 3* und *I. tenuicaudatus*). Eine weitere Form, *I. "circulocephalus"* mit auffällig runder Lippenkontur (ohne die üblichen Kanten, an denen die äußeren Papillen gelegen sind), wurde versuchsweise abgegrenzt, jedoch handelt es sich vermutlich nur um eine morphologische Anomalie, die entweder als Fixierungsartefakt oder bei kurz vor der Häutung stehenden Individuen zu beobachten ist (ähnliche Beobachtungen machte Overhoff an seinem Material, pers. Mittlg.). 46% der Individuen waren adulte, von diesen gehörten 92% der Art *I. tenuicaudatus* an. Die Adulten dieser Art wurden daher hier wiederum zusammen mit allen Juvenilen der Gattung dargestellt (Tafel 2 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden, allerdings mit Häufungen, siehe unten. Die Art hatte einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 60% aller Individuen auftraten, 32% im Mittellauf und 8% im Unterlauf³². Im Oberlauf fluktuieren die Individuenzahlen stark mit Maxima im Herbst und Frühjahr, ohne dass sich diese Fluktuationen mit dem Anteil Adulter in Verbindung bringen ließen. Auch war der Untersuchungszeitraum von 13 Monaten zu kurz, um allgemeine Aussagen über mögliche jahreszeitliche Zusammenhänge verifizieren oder ausschließen zu können. Die vorliegenden Daten legen den Verdacht nahe, dass es auch bei dieser großen Art keinen engen Zusammenhang zwischen Generationszyklen und Jahreszeiten gibt. Im Mittellauf waren die Abundanzen über das Jahr recht gleichförmig, im Unterlauf fielen die Anzahlen im Herbst ab und waren bereits vor dem Winterhochwasser auf sehr niedrigem Niveau mit vielen Nullproben, um zum Sommer des Folgejahres wieder etwas anzusteigen.

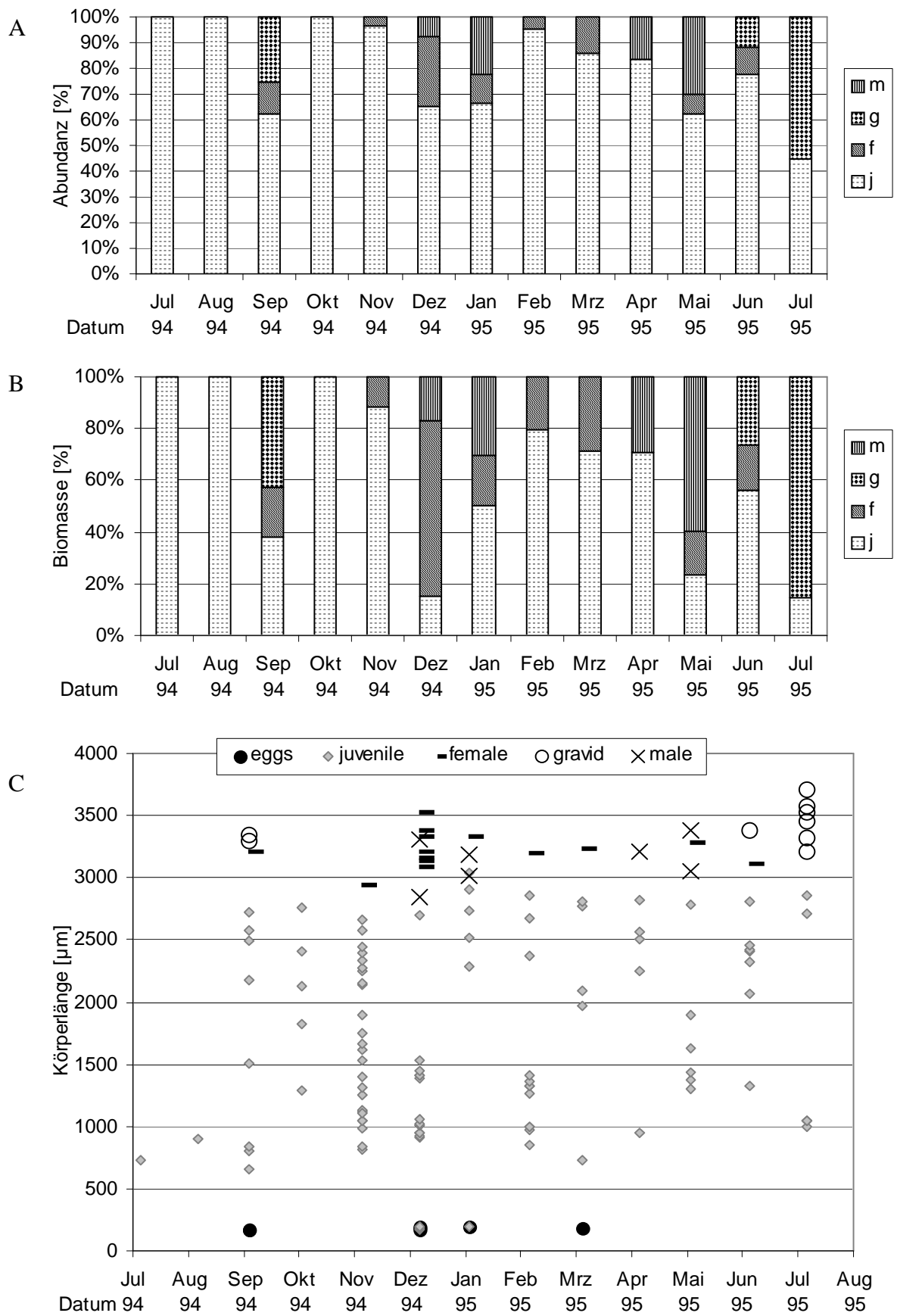
I. tenuicaudatus trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 9,6 Individuen /10 ml auf, mit 5,0 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 1,3 Ind./10 ml im Unterlauf auf (alle Juvenilen der Gattung mitgerechnet), was Anteilen von 1,88%, 0,98% und 0,25% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 1,04% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war in 60% aller Proben vertreten.

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 2 d -i). Weiterhin war die Art eine der K-Strategen, deren Abundanzen durch das winterliche Flutereignis nur wenig beeinflusst waren.

³² Die Prozentwerte zu dem Auftreten in den verschiedenen Bachabschnitten wurden pro ausgewertete Probe berechnet, um die unterschiedliche Anzahl analysierter Proben der drei Standorte auszugleichen. Dies gilt auch für alle folgenden Arten.



Tafel 2: *Ironus tenuicaudatus* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Abb. 29: *Ironus tenuicaudatus* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Diese recht große Art hatte einen nennenswerten Anteil an der Biomasse der Lebensgemeinschaft. Es wurde versucht, aus der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 29: Proben aus dem Mittellauf; der Oberlauf wäre zwar wegen der dort höheren Abundanzen dieser Art für eine Analyse günstiger gewesen, die gröbere zeitliche Auflösung erlaubte diese Art der Analyse jedoch nicht). Die Abundanzen schwankten stark, so dass die Abb. 29 a und b nur unter Berücksichtigung der Individuenzahlen (erkennbar im Körpergrößendiagramm Abb. 29 c) zu interpretieren sind.

Die in den Legende zur Verteilung der Lebensstadien verwendeten Abkürzungen der Stadien werden auch bei allen weiteren Arten verwendet:

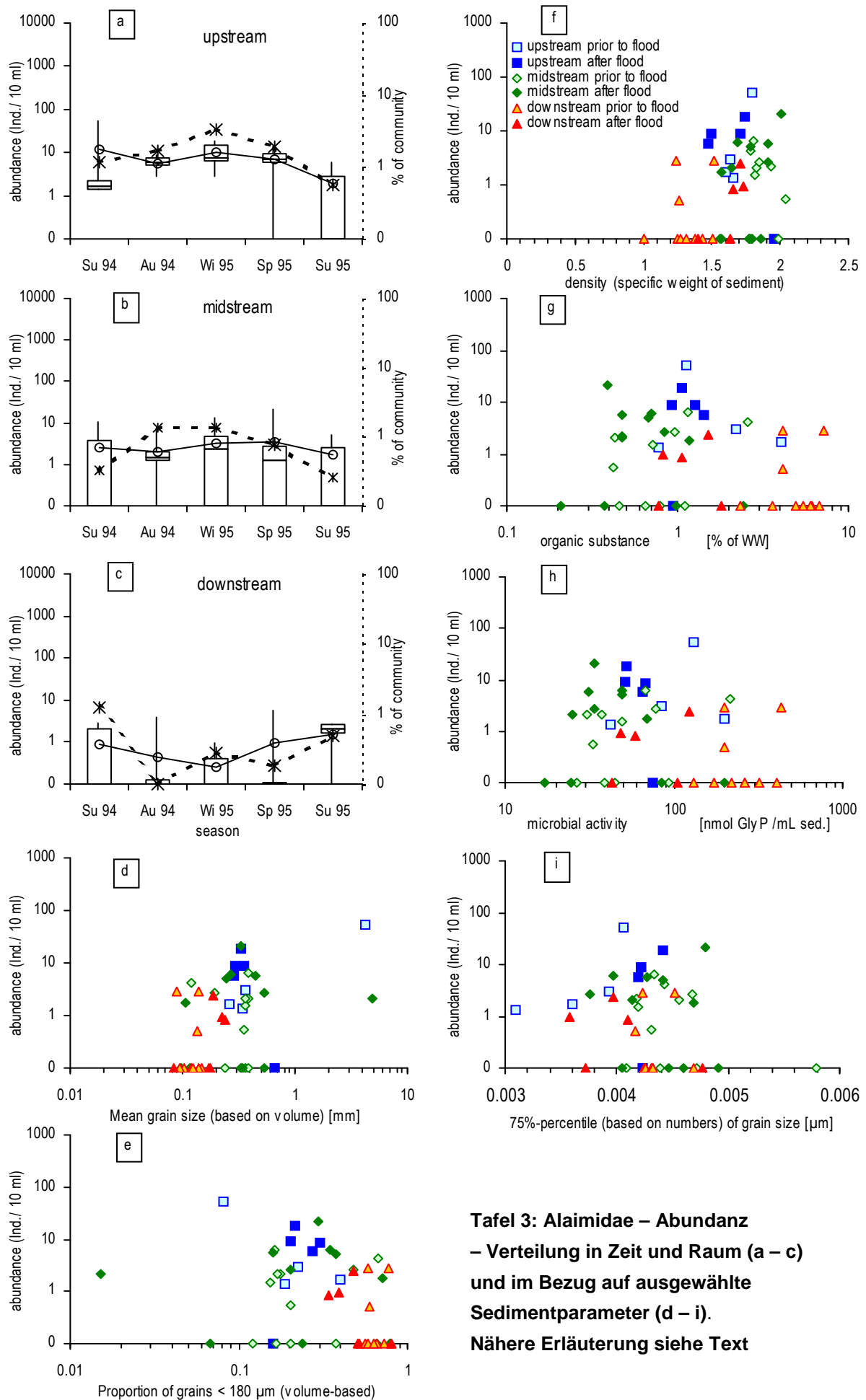
- j = Juvenile,
- f = female = Weibchen,
- g = gravid, = eiertragende Weibchen,
- m = male = Männchen.

Es sind Häufungen bestimmter Größen erkennbar, die stark nach einzeln heranwachsenden Kohorten aussehen (z.B. Januar - April und April - Juli 1995). Adulte kamen zu allen Jahreszeiten vor, allerdings mit Häufungen im Frühwinter und Frühsommer. Weiterhin konnten einzelne Eier, die gut mit den großen, aber vergleichsweise schlanken Eiern gravider *I. tenuicaudatus* übereinstimmten, beobachtet werden und wurden dieser Art zugeordnet und mit dargestellt (Abb. 29 c). Das Gesamtbild lässt auf etwa zwei Generationen pro Jahr schließen. Es liegt definitiv keine vollständige Synchronisation der Generationen vor, vielmehr ließen sich 1995 zwei Kohorten verfolgen, die mit einem Abstand von nur drei Monaten nacheinander heranreiften, ohne dass die spätere aus der früheren hervorgegangen sein konnte. Weiterhin ist hervorzuheben, dass *I. tenuicaudatus* eine der wenigen häufigeren Arten des Breitenbaches war, bei der regelmäßig auch Männchen beobachtet wurden.

Die Art ist omnivor bzw. räuberisch ("chewer") und wurde in sauberen (Wald-) Bächen, Flüssen wie der Wolga und der Angara, Trinkwasserbecken und - meist Nährstoffarmen - Seen gefunden.

6.2.5.3 *Alaimidae*

Die Familie der Alaimidae trat ebenfalls relativ regelmäßig auf. Von den Gattungen *Alaimus*, *Amphidelus* und *Paraamphidelus* war *Alaimus* die mit Abstand häufigste, und unter den Adulten dieser Gattung waren *A. meyli*, *A. parvus* und *A. primitivus* zu etwa gleichen Teilen vertreten. Die Juvenilen, die 64% des Materials ausmachten, waren teilweise nicht einmal auf Gattungsniveau bestimmbar, weswegen hier die Familie summarisch behandelt wird (Tafel 3 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden, allerdings mit Häufungen, siehe unten. Die Familie hatte einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 69% aller Individuen auftraten, 25% im Mittellauf und 6% im Unterlauf. Im Oberlauf war die Familie regelmäßig in den Proben zu finden, mit einem Maximum im Winter 1995 und geringerer Häufigkeit und Stetigkeit im Sommer 1995.



Tafel 3: Alaimidae – Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Im Mittellauf waren ebenfalls Winterproben die individuenreichen, insgesamt gab es aber mehr Nullproben. Im Unterlauf waren die Abundanzen gering und es war kein Trend festzustellen.

Die Alaimidae traten im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 6,6 Individuen /10 ml auf, mit 2,4 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 0,6 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 1,29%, 0,47% und 0,11% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,62% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Familie war nur in 56% aller Proben vertreten und wurde nach dem Hochwasser vermehrt angetroffen.

Es bestanden nur schwache Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen der Alaimidae (Tafel 3 d - i). Ein Trend zu höheren Abundanzen in größeren Sedimenten und solchen höherer Dichte (was miteinander kreuzkorreliert ist) war zu erkennen. Die Familie ernährt sich bakterivor ("(non-selective) deposit feeder"). Die im Breitenbach häufigsten drei Arten *A. meyli*, *A. parvus* und *A. primitivus* wurden alle bereits von limnischen Habitaten beschrieben, generell von sauberen Bächen oder Seen, wobei *A. primitivus* am häufigsten angegeben wurde.

6.2.5.4 *Prismatolaimus* sp. 4

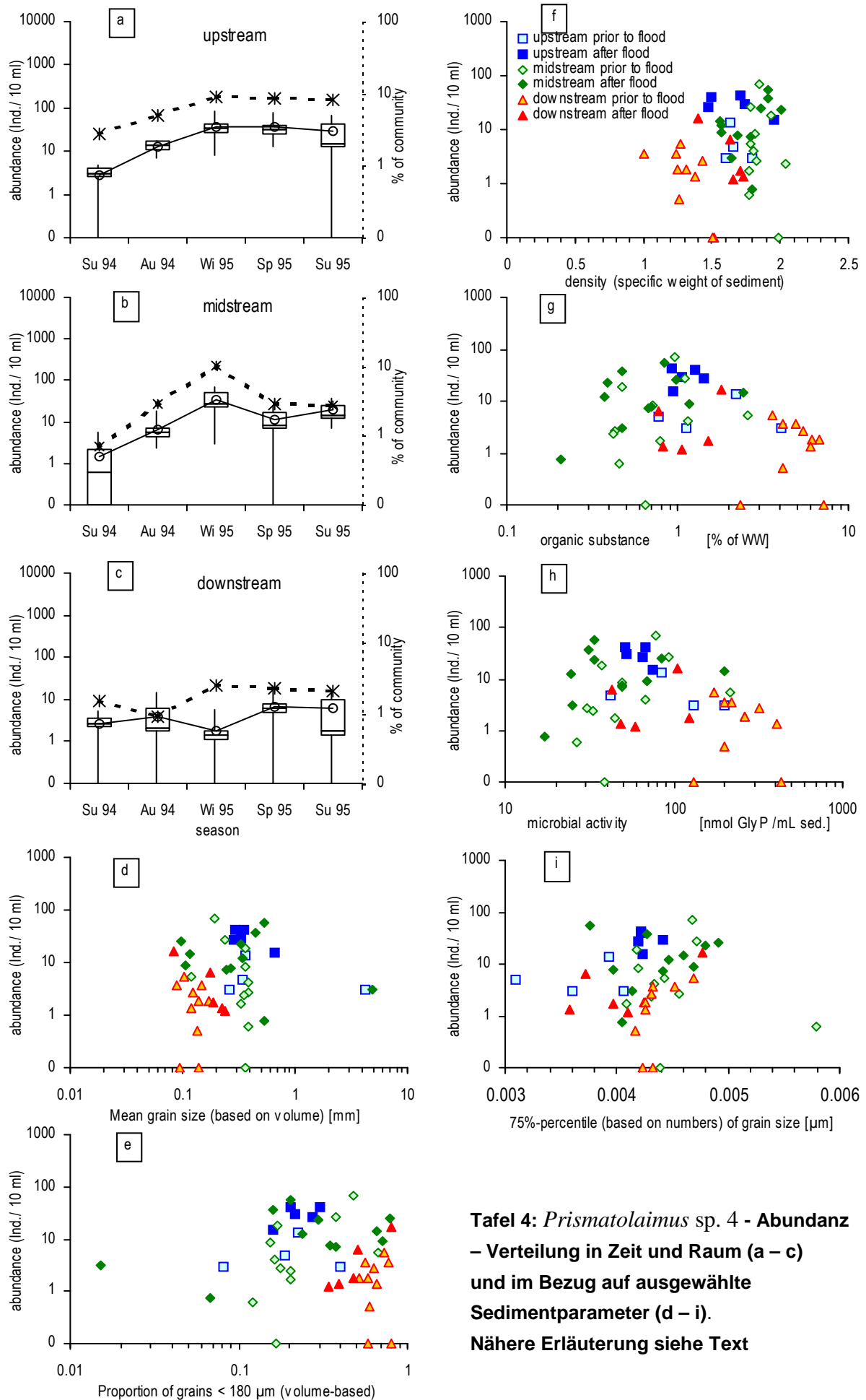
Die Gattung *Prismatolaimus* trat mit mindestens sieben Arten auf (*P. dolichurus*, *P. intermedius*, *P. matoni*, *P. sp. 2*, *P. sp. 3*, *P. sp. 4* und *P. sp. 5*).

76% des bestimmbar Materials gehörte allerdings der Art *P. sp. 4* an, weswegen auch hier die Adulten dieser Art zusammen mit allen Juvenilen der Gattung dargestellt wurden (Tafel 4 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden.

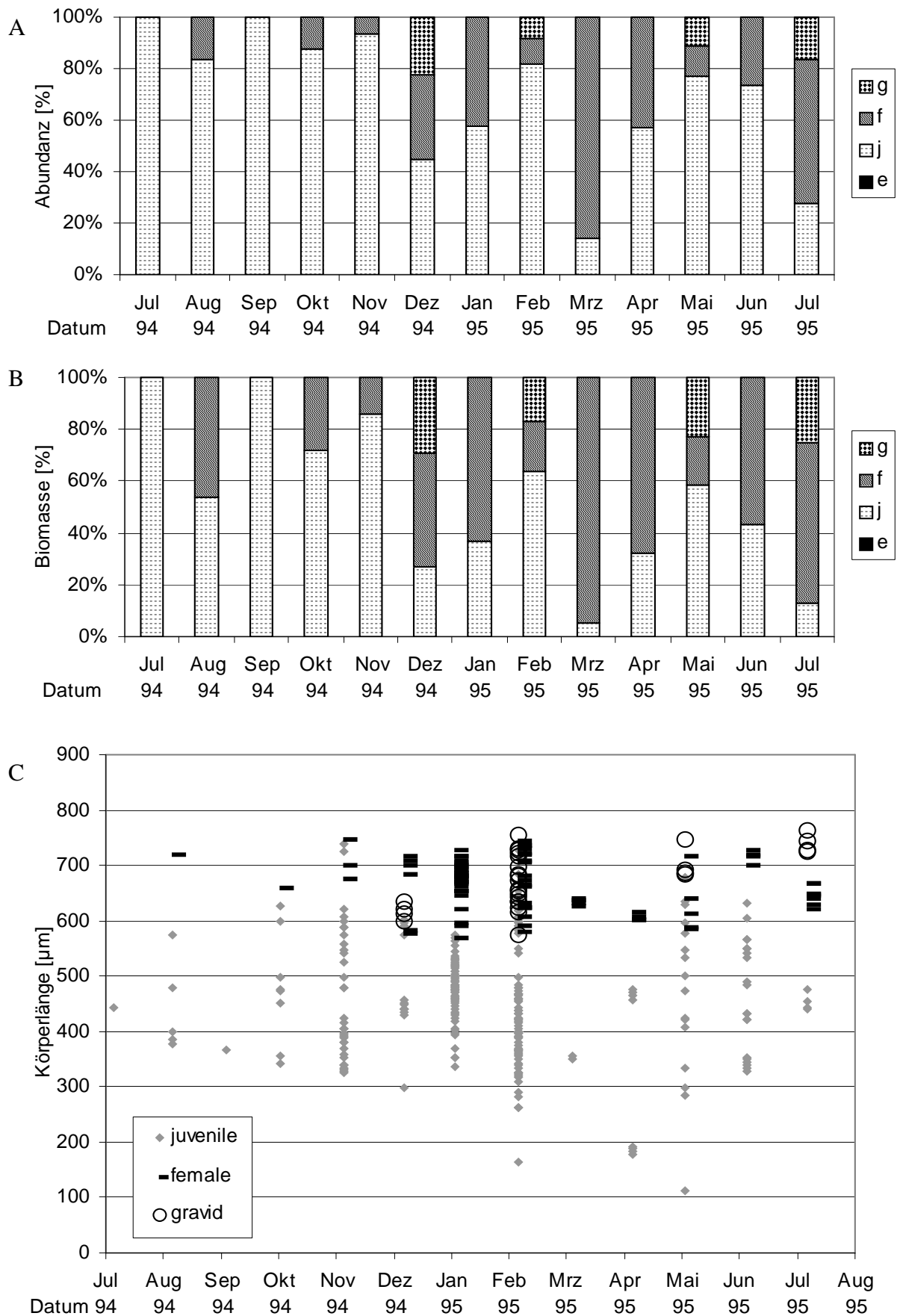
56% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 35% im Mittellauf und 9% im Unterlauf. Im Oberlauf wurden die höchsten Abundanzen in den Winter- und Frühjahrsproben 1995 beobachtet, sie stiegen im Untersuchungszeitraum um etwa eine Größenordnung an. Auch im Mittellauf stiegen die Abundanzen bis zum Winter um mehr als eine Größenordnung an und blieben auf einem mittleren Niveau, fielen auch nach dem Winterhochwasser kaum ab. Im Unterlauf waren die Abundanzen generell stabil mit etwas geringeren Abundanzen im Winter, aber keinem Abfall nach dem Hochwasser.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 23,3 Individuen /10 ml gefunden, 13,9 Ind./10 ml im Mittellauf und 3,6 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 4,4%, 2,7% und 0,7% für die jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 2,6% im Gesamtmittel. Die Gattung war in 87% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren auch bei *Prismatolaimus* sp. 4 nicht erkennbar (Tafel 4 d - i).



Tafel 4: *Pristionchus sp. 4* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Abb. 30: *Pristomatolaimus* sp. 4 - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

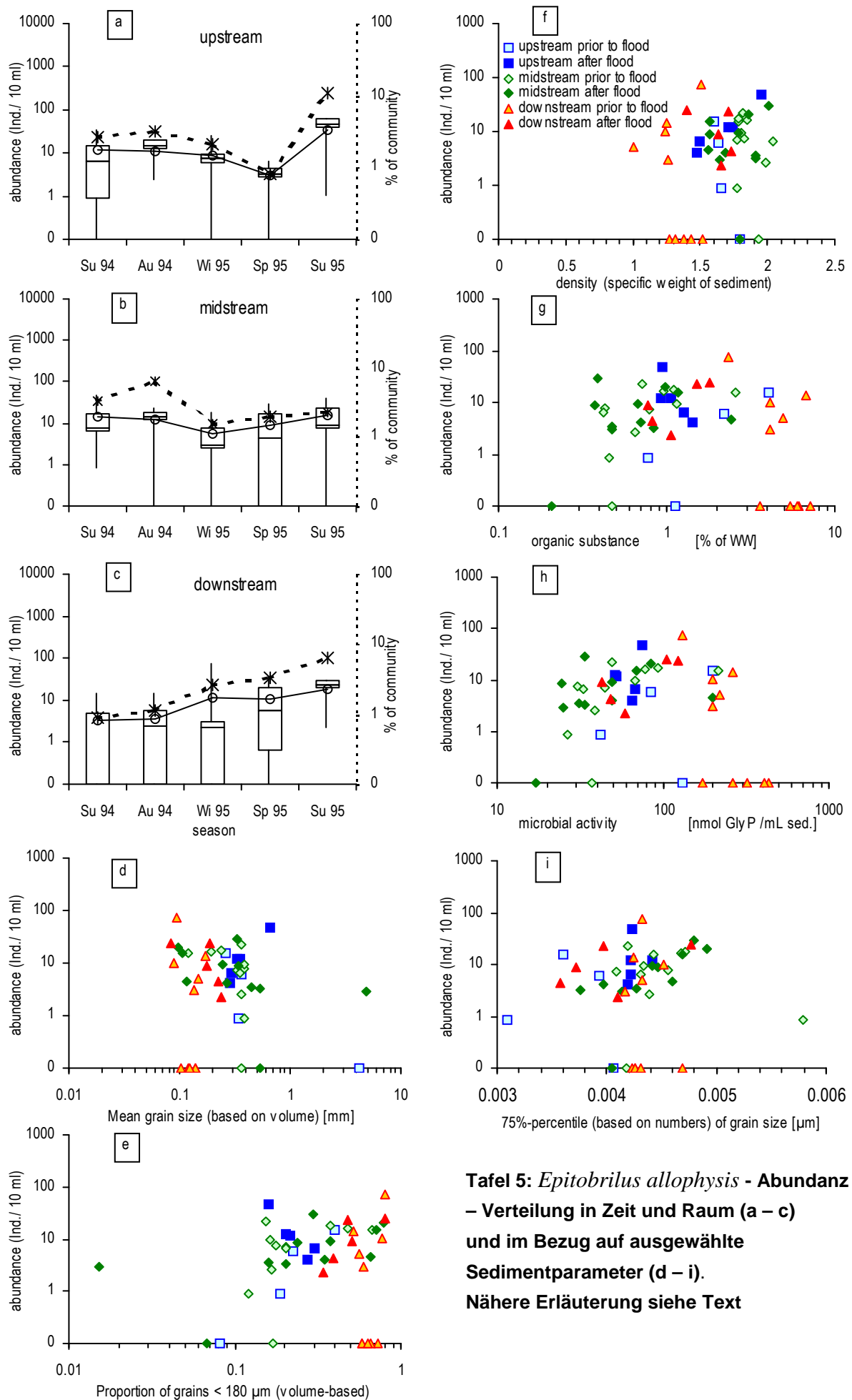
Für *Prismatolaimus* sp. 4 wurde ebenfalls versucht, aus der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 30: Proben aus dem Mittellauf). Auch hier schwankten die Abundanzen stark, so dass die Abb. 30 a) und b) nur unter Berücksichtigung der Individuenzahlen (erkennbar im Körpergrößendiagramm Abb. 30 c) zu interpretieren sind. Es waren Häufungen Juveniler bestimmter Größen erkennbar, die von Monat zu Monat verschieden lagen. Nicht zu entscheiden ist in diesem Fall, ob es sich um heranwachsende Kohorten oder um Interferenzen rasch aufeinanderfolgender Kohorten handelt. Adulte kamen zu allen Jahreszeiten vor, Einzelfunde im August, September und Oktober 1994, größere Dichten in der übrigen Zeit bis zum Ende der Untersuchung. Es ist daher davon auszugehen, dass *P.* sp. 4 im Breitenbach mehr als die bei monatlichem Besammlungsintervall erkennbaren 3-4 Generationen pro Jahr hervorgebracht hat. Nähere Angaben sind nicht möglich.

Die Gattung ist sowohl in Erdproben als auch in limnischen Habitaten zu finden. *P. dolichurus* und *P. intermedius* traten in den Breitenbach-Proben nur mit 5 und 8 Individuen auf. Die Mehrheit der Individuen wurden einer bislang unbeschriebenen Art *P.* sp. 4 zugeordnet, wobei die Abgrenzung von *P. intermedius*, *P. matoni* und weiteren Formen unsicher blieb.

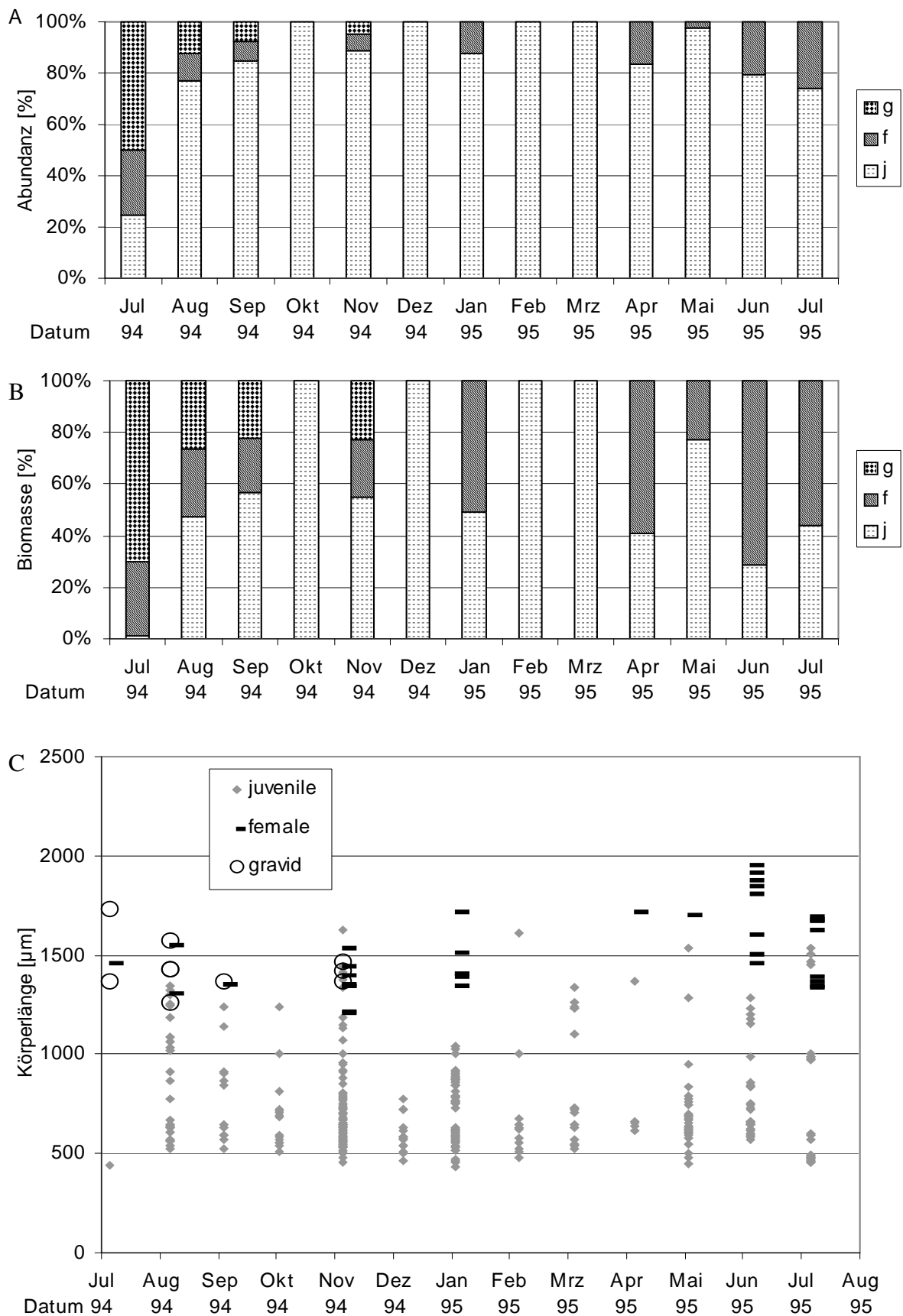
6.2.5.5 *Epitobrilus allophysis*

Die Unterfamilie Tobrilinae trat mit fünf Arten (*Tobrilus aberrans*, *T. gracilis*-Gr., *T. helveticus*, *Neotobrilus longus*-Gr., *Epitobrilus allophysis* sowie *Semitobrilus pellucidus*), in den Proben auf, von denen jedoch die beiden letzteren 99% der bestimmbaren Individuen ausmachten, *E. allophysis* 60% und *S. pellucidus* 39%. Bei dieser Unterfamilie konnten auch recht kleine Juvenile einer der beiden häufigen Arten sicher zugeordnet werden (siehe Ergebnisse 5.2.1.5, S. 109). Von *E. allophysis* wurden keine Männchen gefunden; die Abundanzen aller Stadien sind in Tafel 5 a - c) dargestellt. Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. Die Art hatte keinen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Bachlängslauf: 39% aller Individuen wurden im Oberlauf gefunden, 37% im Mittellauf und 24% im Unterlauf. Im Oberlauf war die Art in den meisten Proben vertreten und fluktuierte wenig, ein Abundanzminimum wurde im Frühjahr 1995 beobachtet, ein Maximum nur zwei Monate später. Im Mittellauf waren die Abundanzen über das Jahr recht gleichförmig, im Unterlauf stiegen die mittleren Anzahlen im Untersuchungszeitraum um knapp eine Größenordnung an.

E. allophysis trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 11,4 Individuen /10 ml auf, mit 10,6 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 7,0 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 2,23%, 2,09% und 1,38% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 1,90% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war in 71% aller Proben vertreten und war durch das Winterhochwasser nur wenig betroffen. Es bestanden keine deutlichen erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 5 d -i).



Tafel 5: *Epitobrilus allophysis* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Abb. 31: *Epitobrilus allophysis* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Allerdings fällt im Vergleich mit der Schwesterart *S. pellucidus* auf, dass die Abundanzen in den Proben des Unterlaufes zwar vergleichsweise hoch waren, jedoch nicht höher als an den übrigen Probenstellen.

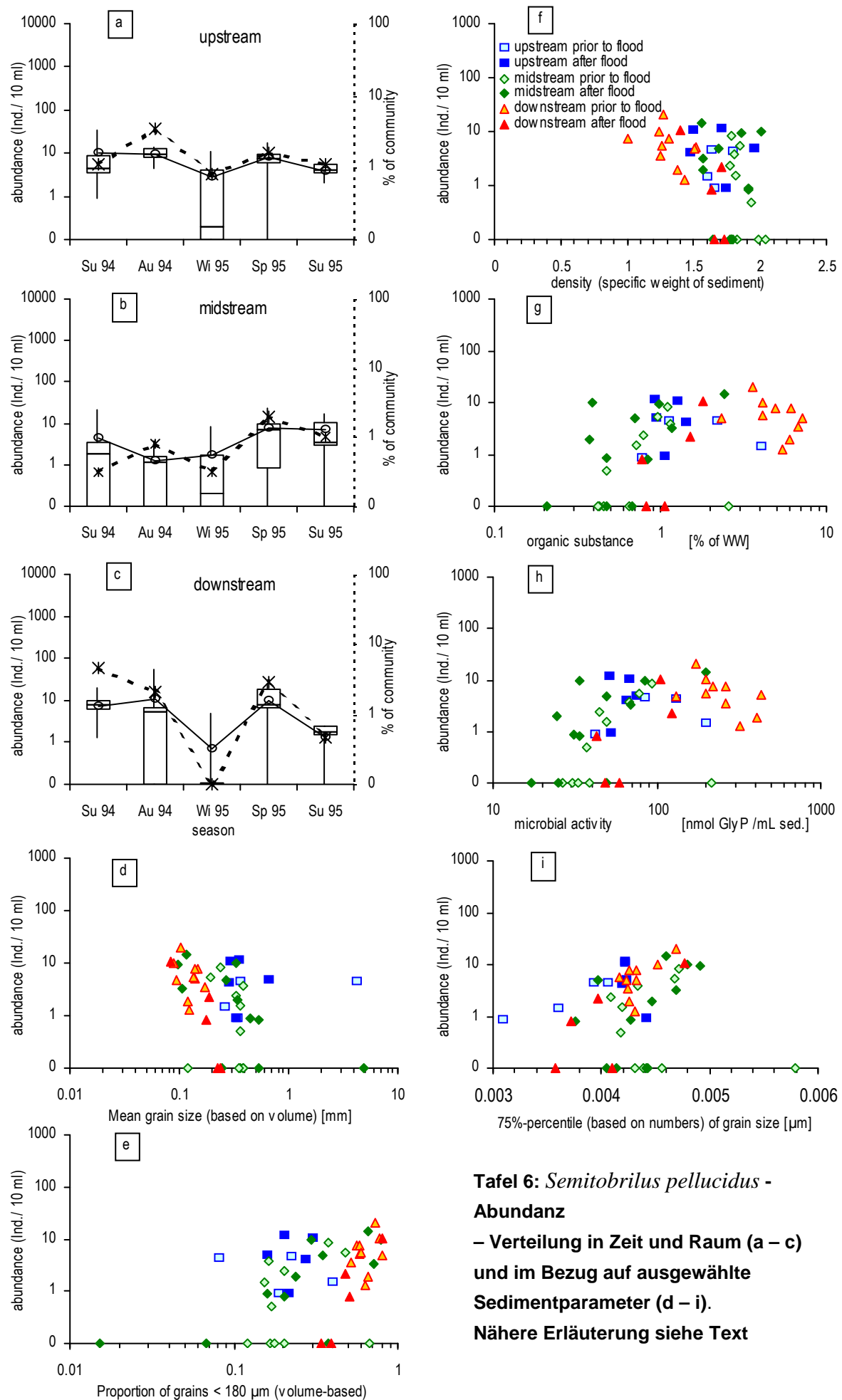
Bei der Beziehung zwischen dem Anteil der Partikel $<180\ \mu\text{m}$ (Tafel 5 e) und den Abundanzen dieser Art fällt kein besonderer Zusammenhang auf, auch liegen die Nullproben eher im Bereich feinerer Sedimente (mit 58% - 73% Körnern unter 180 μm Durchmesser), und es handelte sich bei den Nullproben um alte, vor dem Hochwasser länger ungestörte Sedimente hohen organische Gehaltes, die anscheinend ein ungünstiges Habitat für *E. allophysis* waren. Dies war bei der folgenden Art anders.

Auch diese große Art hatte einen nennenswerten Anteil an der Biomasse der Lebensgemeinschaft, und es wurde versucht, aus der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 31: Proben aus dem Mittellauf). Im Körpergrößendiagramm Abb. 31 c sind Häufungen bestimmter Größen erkennbar, die als einzeln heranwachsende Kohorten interpretiert werden (z.B. Dezember 1994 - Juni 1995 und Februar bis Juli 1995). Adulte kamen zu allen Jahreszeiten vor, außer im Frühjahr 1995. Das Gesamtbild lässt auf etwa 2,5 Generationen pro Jahr schließen. Ähnlich wie bei *Ironus tenuicaudatus* liegt definitiv keine vollständige Synchronisation der Generationen vor, vielmehr ließen sich 1995 auch bei *E. allophysis* zwei Kohorten verfolgen, die mit einem Abstand von etwa vier Monaten nacheinander heranreiften, ohne dass die spätere aus der früheren hervorgegangen sein konnte. Interessant ist, dass es eine parthenogenetische Art dieser Familie ist, die im Breitenbach dominierte. An sich gelten die Tobrilidae generell als zweigeschlechtlich (z.B. Traunspurger 1997b), *E. allophysis* ist eine bekannte Ausnahme.

Die Art wird nie in organisch belasteten Gewässern gefunden und ist verbreitet in Flüssen, Seen, Bächen und Quellen (Eder & Kirchengast 1982, Arens 1993, Zullini 2006 sowie Eyuallem-Abebe et al. 2006a). Bei dieser omnivoren Art wurden mehrere Exemplare gefunden, deren Darm mit mehreren Dutzend peritrichen Ciliaten-Zellen gefüllt waren. Die Gattungen *Carchesium* und *Vorticella* (cf. *monilata*) waren vertreten, möglicherweise weitere. Ein anderes Individuum hatte zwei noch gut erkennbare Nematoden (Rhabditida?) im Darm.

6.2.5.6 *Semitobrilus pellucidus*

Die zweite häufige Art der Unterfamilie, *S. pellucidus*, machte 39 % der Gattung aus. Auch hier schließt die Auswertung den Großteil der Juvenilen ein, die den Arten recht zuverlässig zugeordnet werden konnten (siehe Ergebnisse 5.2.1.5, S. 109). Bei *S. pellucidus* wurden beide Geschlechter regelmäßig angetroffen, Weibchen machten allerdings zwei Drittel der Adulten aus; die Abundanzen aller Stadien sind in Tafel 6 a - c dargestellt. Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. Die Art hatte keinen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Bachlängslauf, war aber im Vergleich zur oben behandelten Art *E. allophysis* tendenziell mehr im Unterlauf zu finden: 36% aller Individuen wurden im Oberlauf gefunden, 26% im Mittellauf und 38% im Unterlauf.

Tafel 6: *Semitobrilus pellucidus* -

Abundanz

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte

Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

Im Oberlauf war die Art in den meisten Proben vertreten, nur im Winter 1995 gab es einige Nullproben. Im Mittellauf waren die Abundanzen in der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraumes eher niedrig und sanken weiter nach dem Hochwasser, anschließend vervielfachten sich die Anzahlen jedoch zum Frühjahr und Sommer 1995. Im Unterlauf wurden starke Schwankungen beobachtet. In den Proben nach dem Hochwasser fehlte die Art vollständig.

S. pellucidus trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 6,9 Individuen /10 ml auf, mit 5,0 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 7,3 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,35%, 0,97% und 1,44% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 1,25% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war in 70% aller Proben vertreten.

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 6 d - i) sind nicht zwingend. Allerdings fällt im Vergleich mit der anderen häufigen Tobrilidenart *E. allophysis* auf, dass die Abundanzen von *S. pellucidus* in den Proben des Unterlaufes vergleichsweise höher waren. Bei der Beziehung zwischen dem Anteil der Partikel <180 µm (Tafel 6 e) und den Abundanzen dieser Art fällt eine Reihung von Werten des Unterlaufes auf. *S. pellucidus* wies die höchsten Abundanzen in den feineren Unterlaufsedimenten auf, während die Nullproben eher im Bereich gröberer Sedimente (mit nur 34% - 40% Körnern unter 180 µm Durchmesser) lagen, was bei der zuvor behandelten Art umgekehrt war. Die Unterlaufsedimente, in denen *S. pellucidus* fehlte, waren solche gröberer Körnung und mit vergleichsweise niedrigeren Gehalten organischer Substanz, wie sie direkt nach dem Winterhochwasser zu finden waren und in denen *E. allophysis* regelmäßig auftrat, wenn auch nicht mit den größten Häufigkeiten.

Auch diese große Art hatte einen nennenswerten Anteil an der Biomasse der Lebensgemeinschaft, und es wurde versucht, aus der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 32: Proben aus dem Mittellauf). Hier waren die Ergebnisse durch geringe Individuenzahlen und weite Streuung der Körpergrößen erschwert, was vermuten lässt, dass die Art in der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraumes kaum synchronisiert war, in dem Zeitraum traten auch nur wenige Adulte auf (Abb. 32 c).

Häufungen bestimmter Körpergrößen waren nur im Frühjahr und Sommer 1995 erkennbar. Adulte kamen im September 1994, im Januar 1995 und gehäuft im April 1995 vor. In den Folgemonaten wurde eine Sukzession Juveniler beobachtet, die als heranwachsende Kohorte interpretiert werden kann. Allerdings war von dieser Kohorte in den Proben des Juli 1995 nichts mehr zu finden. Bei Extrapolation der Wachstumsrate hätte diese Kohorte im Spätsommer-Frühherbst 1995 adult werden müssen; dieser Zeitraum wurde jedoch nicht mehr besammelt. Das Gesamtbild lässt auf etwa 1,5 - 2 Generationen pro Jahr schließen, das Bild ist aber noch unsicherer als bei der vorigen Art.

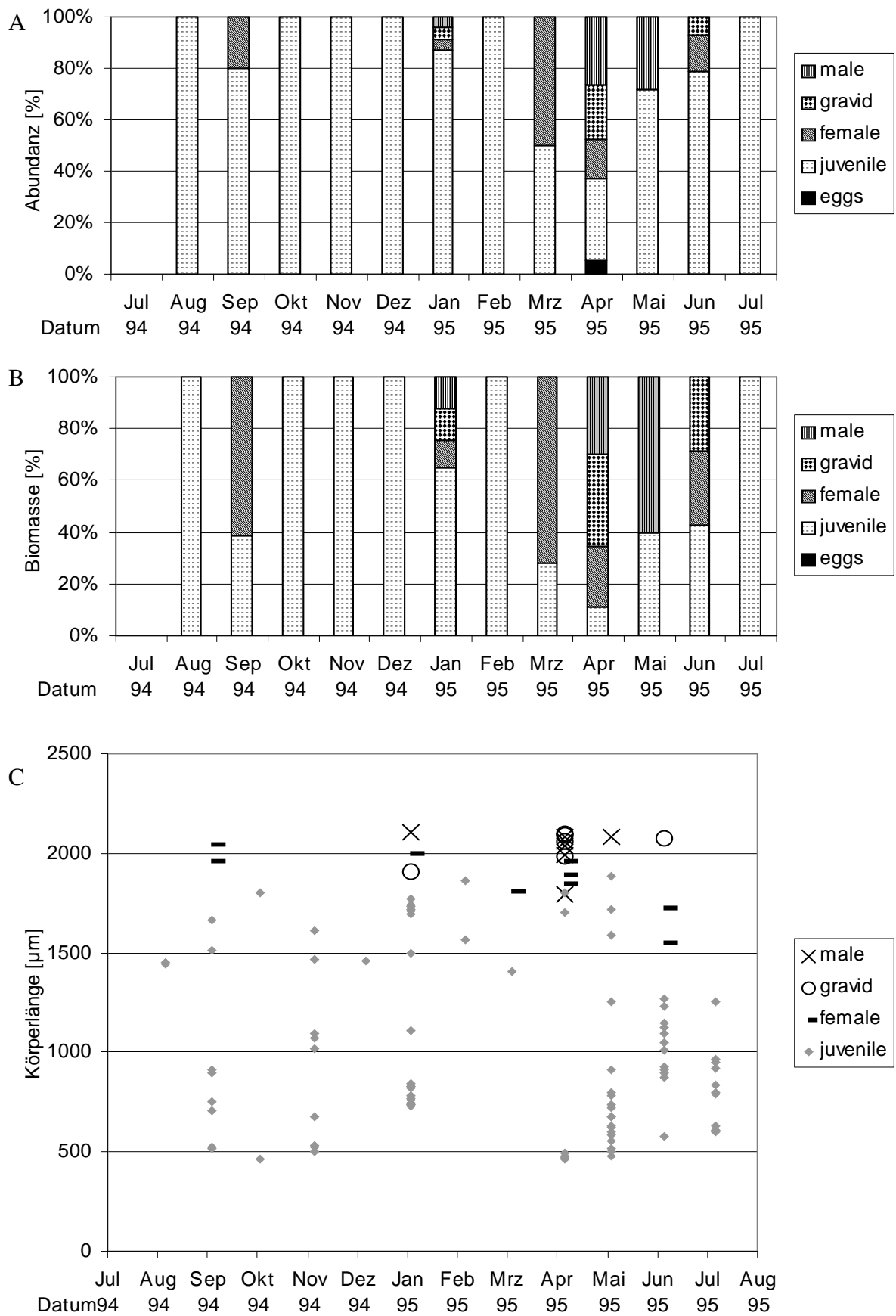


Abb. 32: *Semitobrillus pellucidus* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf
 A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Auch *S. pellucidus* ist eine limnische omnivore Art, bei der ebenfalls peritriche sessile Ciliaten wie *Carchesium* als Beute im Darm gefunden wurden. Sie ist verbreitet in Seen, Flüssen, Bächen, Quellen und Grundwasser sowie feuchter Erde (Eder & Kirchengast 1982, Arens 1993, Zullini 2006 sowie Eyuallem-Abebe et al., 2006).

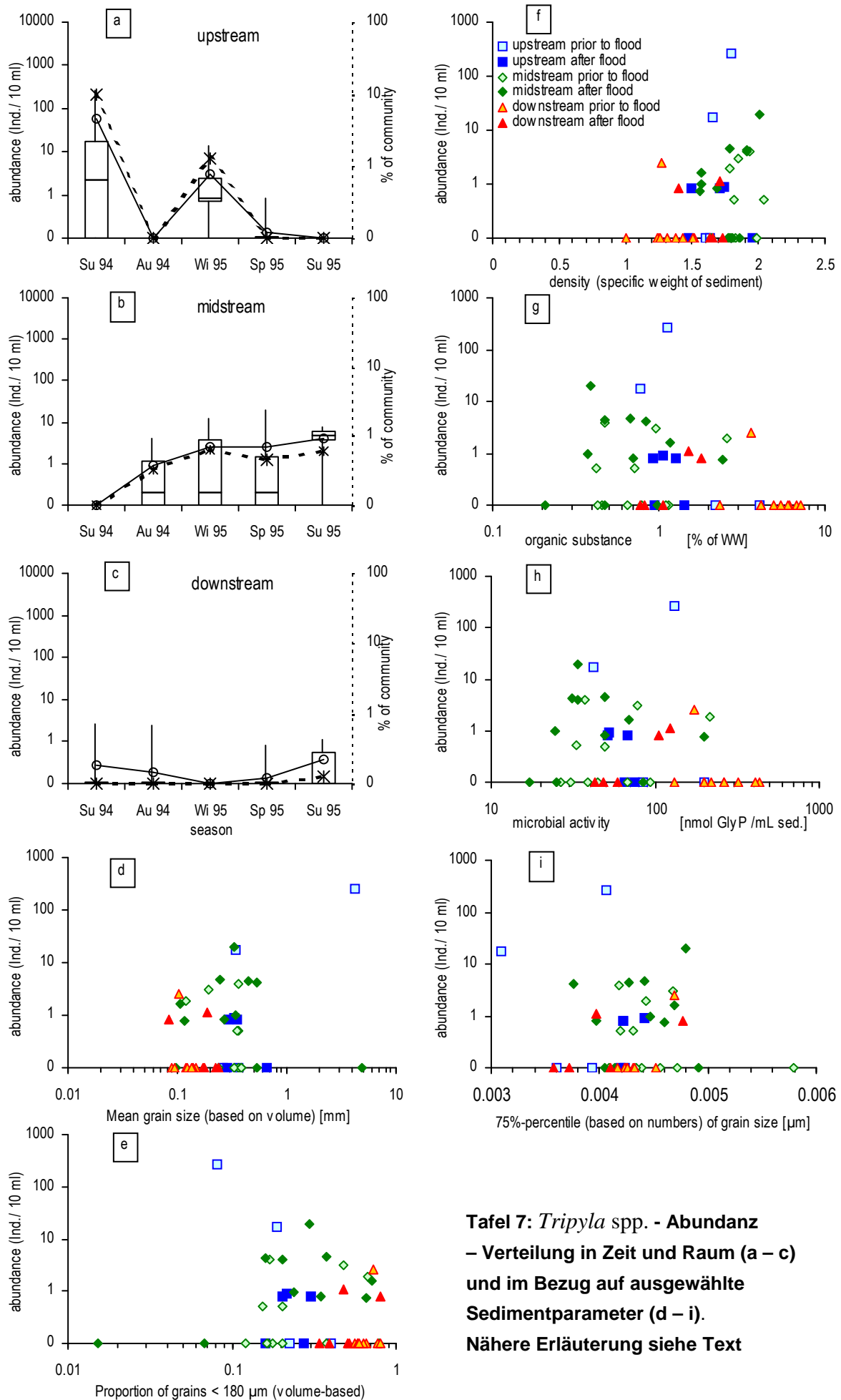
6.2.5.7 *Tripyla* spp.

Die Gattung *Tripyla* trat mit mindestens drei Arten auf (*T. glomerans*, *T. filicaudata* und *T. longicaudata*), von denen *T. filicaudata* 56 % der Adulten beisteuerte. Juvenile konnten nur teilweise und mit Unsicherheiten zugeordnet werden, weswegen hier die Gattung summarisch behandelt wird (Tafel 7 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden, allerdings mit Häufungen, siehe unten. Die Gattung hatte einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 85% aller Individuen auftraten, 14% im Mittellauf und 1% im Unterlauf. Trotz hoher Abundanzen in einzelnen Proben war die Gattung auch im Oberlauf nicht regelmäßig anzutreffen, sie fehlte ganz im Herbst 94 und Sommer 1995. Im Mittellauf fehlte die Gattung im Sommer 1994, trat ansonsten aber in den meisten Proben auf, mit einem ansteigenden Trend zum Ende des Untersuchungszeitraumes. Im Unterlauf waren die Abundanzen gering und es war kein Trend festzustellen.

Tripyla trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 12,0 Individuen /10 ml auf, mit 2,0 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 0,2 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 2,36%, 0,39% und 0,04% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,93% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war nur in 30% aller Proben vertreten.

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 7 d - i). Auch das winterliche Flutereignis hatte keine wesentlichen Auswirkungen auf die Abundanzen der Art.

Die meisten Arten der Gattung *Tripyla* sind aquatisch; alle ernähren sich räuberisch, wobei ich ausschließlich andere Nematoden als Beute beobachtete. *T. filicaudata* wurde in Erde, Moos, unterirdischen Gewässern, Seen und Bächen nachgewiesen, *T. glomerans* ist gleichfalls eine aquatische Art, bekannt aus Teichen, Seen, Flüssen, Bächen und Reisfeldern. Nur *T. longicaudata* gilt als weitgehend terrestrische Art.



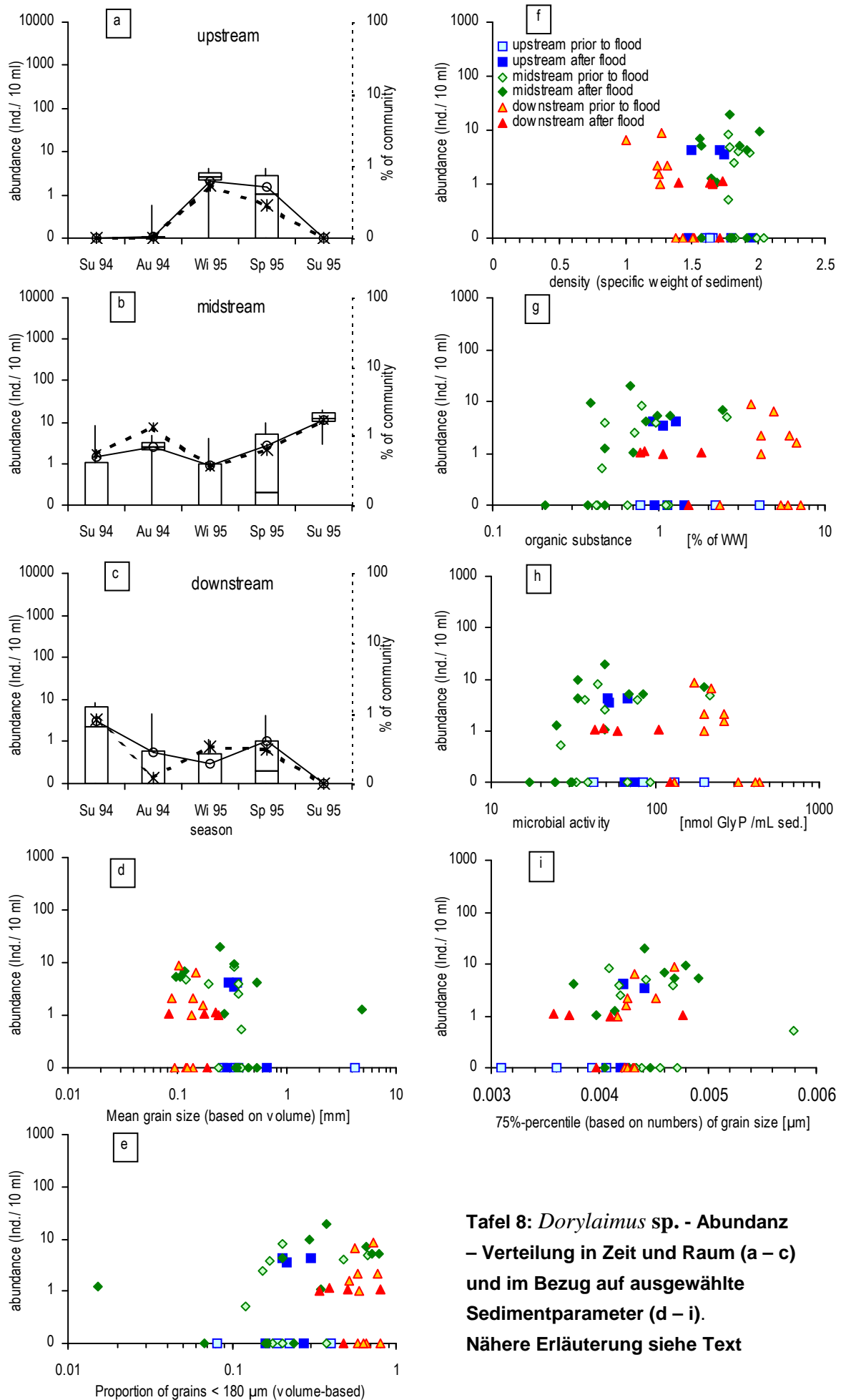
Tafel 7: *Tripyla* spp. - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.8 *Dorylaimidae*

Die Familie war mit mindestens 8 Gattungen vertreten, von denen jedoch nur *Dorylaimus* und *Prodorylaimus* mit mehreren Adulten bei ähnlichen Häufigkeiten (8 und 9 Individuen) auftraten. *Prodorylaimus* besiedelte den Ober- und Mittellauf zu gleichen Teilen, während *Dorylaimus* vorwiegend im Mittellauf gefunden wurde, also dort die häufigere der beiden Gattungen gewesen sein wird. Da die zahlreicheren Juvenilen größtenteils nicht einmal auf Gattungsebene differenziert werden konnten und da für die Abschätzung der Zahl der Generationen Daten des Mittellaufes verwendet werden sollten (s.u.), da sie mit höchster zeitlicher Auflösung vorliegen, werden hier für alle Darstellungen versuchsweise alle Juvenilen der Familie zusammen mit den Adulten der Gattung *Dorylaimus* dargestellt (Tafel 8). In dem dargestellten Material sind sicher auch kleine Juvenile anderer Familien der Dorylaimoidea enthalten, die nicht differenziert werden konnten. Die 8 als *Dorylaimus* bestimmten Adulten (von denen 6 im Mittellauf auftraten, s.u.) konnten nicht auf Artniveau bestimmt werden; die Zahl der Längsriefen, soweit sie bei lateraler Lage sicher zu zählen waren, war durchweg niedriger als für *D. stagnalis* angegeben. Die Taxonomie der Gattung befindet sich nach Loof 1999) "in einem Zustand äußerster Verwirrung". Alle zur Artabgrenzung verwendeten Merkmale seien innerhalb der Populationen sehr variabel und ihre Zuverlässigkeit bedürfe dringendst einer Überprüfung (Loof 1999). Adulte wurden nur im Juli 1992, Juli 1994 und April - Juli 1995 gefunden, so dass eine jahreszeitliche Synchronisation der Entwicklung hier nicht ausgeschlossen werden kann, allerdings ist der quantitativ bearbeitete Untersuchungszeitraum von 13 Monaten und die Zahl der Individuen zu gering für eine sichere Aussage, siehe aber Abb. 33 c. Alle Arten der Gattung *Dorylaimus* gelten als omnivor.

Zusammen mit den Juvenilen der Familie traten beiden Gattungen im Mittel mit je etwa 3,3 Individuen /10 ml auf, mit 4,7 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 1,6 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 0,63%, 0,91% und 0,23% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,59% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke (jeweils pro Gattung). 42% aller Proben enthielten *Dorylaimus* oder *Prodorylaimus*. Es bestanden keine deutlichen erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 8 d -i).

Von Mermithiden abgesehen, hatte *Dorylaimus* die größte individuelle Biomasse, und es wurde daher auch hier versucht, aus der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 33: Proben aus dem Mittellauf). Wie oben bereits erwähnt, handelt es sich bei den Juvenilen um ein Gemisch verschiedener Gattungen, die mit den Adulten der Gattung *Dorylaimus* zusammen dargestellt wurden, was das Missverhältnis zwischen den Anzahlen Juveniler und Adulter teilweise erklärt. Es sind Häufungen bestimmter Größen erkennbar (Abb. 33 c), die stark nach einzeln heranwachsenden Kohorten aussehen (z.B. August - Dezember 1994 und April - Juli 1995). In Verbindung mit den wenigen Monaten, in denen Adulte überhaupt gefunden wurden (im späten Frühjahr und Sommer, was auch für *Prodorylaimus* gilt) lassen die Ergebnisse zwanglos bei beiden Gattungen auf eine Generation pro Jahr schließen.



Tafel 8: *Dorylaimus* sp. - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

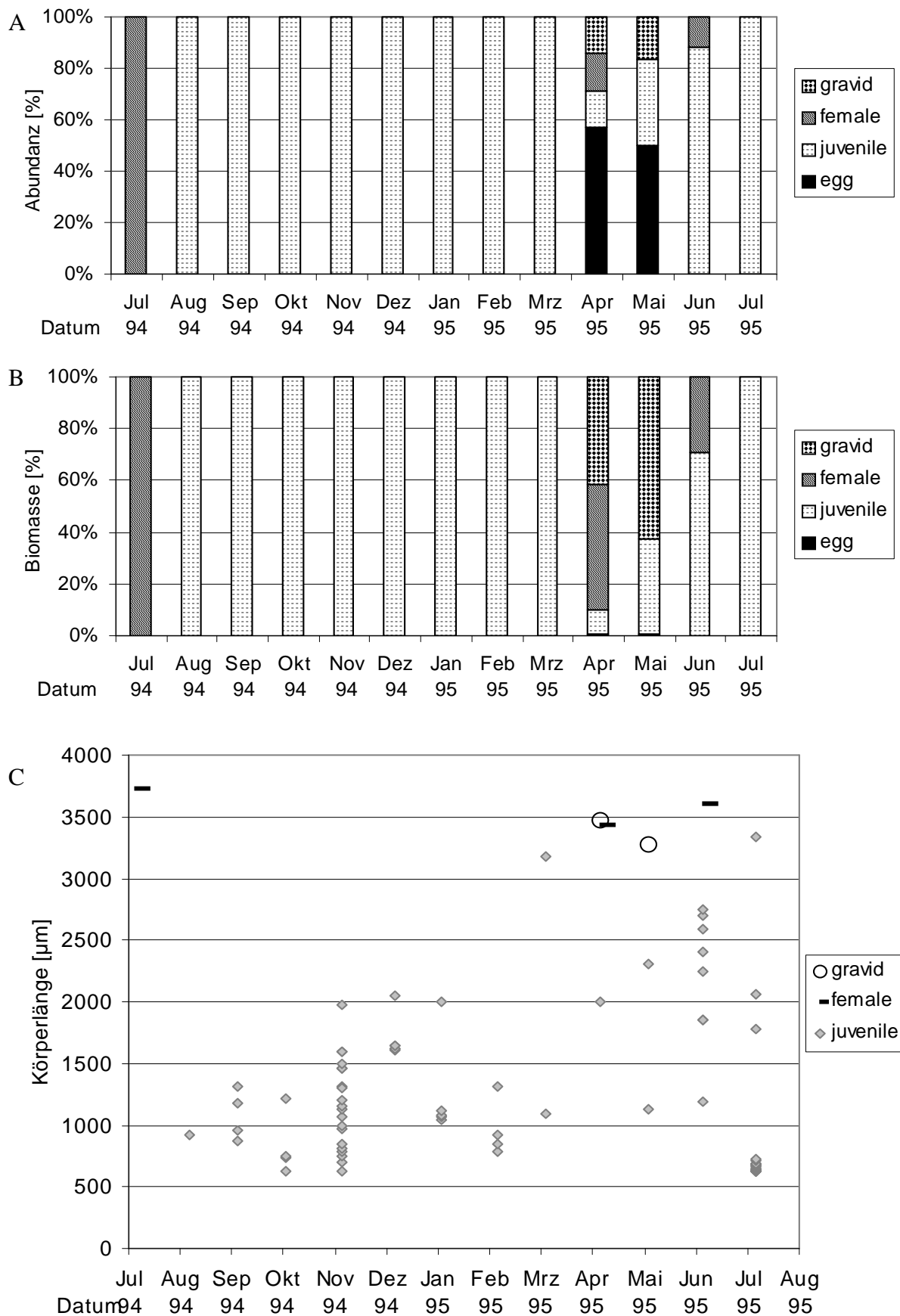


Abb. 33: *Dorylaimus* sp. sowie Juvenile der Familie – Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf
A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Weiterhin wurden einzelne sehr große Eier, die gut mit denen gravider *Dorylaimus* - Weibchen übereinstimmten, dieser Gattung zugeordnet und mit dargestellt.

Auch diese K-strategische Art war von dem Winterhochwasser kaum betroffen. *Dorylaimus stagnalis* gilt als Kaltwasserart nährstoffarmer Gewässer (Micoletzky 1925, Stefanski 1938, Prejs 1970, Eyualem-Abebe et al., 2006) und würde daher gut in den Breitenbach passen, dies mag jedoch ebenso für andere Arten der Gattung gelten. Die Identität der beobachteten Individuen blieb jedenfalls unklar.

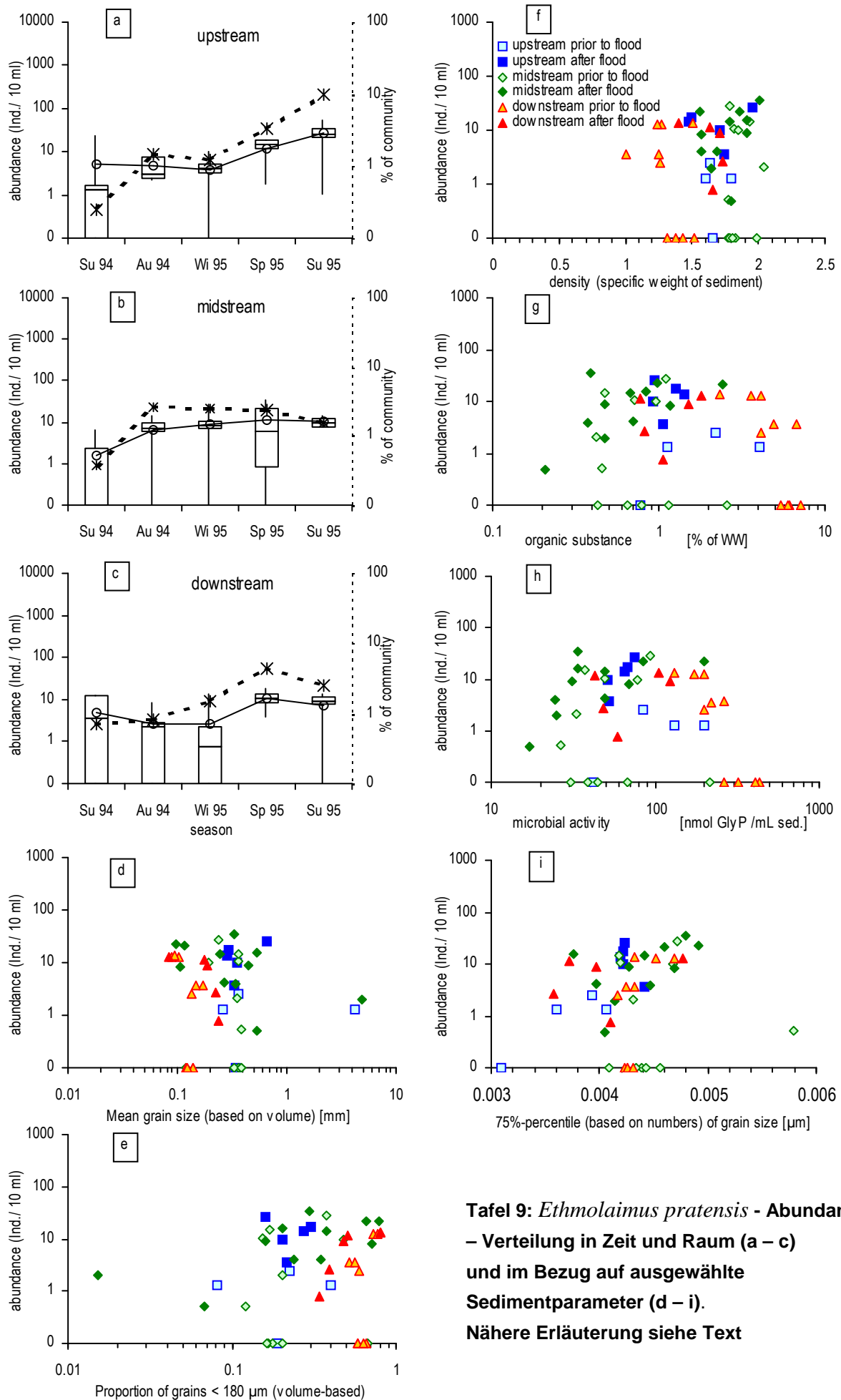
6.2.5.9 *Ethmolaimus pratensis*

Diese häufig in limnischen Sedimenten zu findende Gattung trat nur mit ihrer verbreitetsten Art auf. 40% aller Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 39% im Mittellauf und 21% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 9 a - c) zeigten im Untersuchungszeitraum einen steigenden Trend. Im Oberlauf kam die Art im Sommer 1994 nur sporadisch und mit niedrigen Abundanzen vor, während die meisten späteren Proben die Art in steigenden Anzahlen enthielten. Auch im Mittellauf war die Art am Anfang des Probenahmezeitraums relativ selten und nahm im weiteren Verlauf der Studie zu. Im Unterlauf wurden die niedrigsten Abundanzen im Winter, nach dem Hochwasser, die höchsten im folgenden Mai gefunden (März- und April-Proben des Unterlaufes waren nicht ausgewertet worden).

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 9 Individuen /10 ml gefunden, 8,8 Ind./10 ml im Mittellauf und 4,6 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,77%, 1,73 und 0,91% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 1,46% im Gesamtmittel. Die Art war in 75% aller Proben vertreten.

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar, siehe Tafel 9 d - i.

Bei dieser Art wurde ebenfalls versucht, von der Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 34: Proben aus dem Mittellauf). Auch hier schwankten die Abundanzen stark, so dass die Abb. 34 a und b nur unter Berücksichtigung der Individuenzahlen (erkennbar im Körpergrößendiagramm Abb. 34 c) zu interpretieren sind. Es sind Häufungen Juveniler bestimmter Größen erkennbar, allerdings nicht als Sequenzen heranwachsender Kohorten, eher scheinen Sequenzen von Monat zu Monat kleinerer Kohorten auf Interferenzen hinzuweisen. Adulte kamen zu allen Jahreszeiten vor, Einzelfunde im September und November 1994, größere Dichten im Januar - März und Mai - Juli 1995. Es ist daher davon auszugehen, dass *E. pratensis* im Breitenbach mehr als die bei monatlichem Besammlungsintervall erkennbaren 3 - 4 Generationen pro Jahr hervorgebracht hat. Nähere Angaben sind nicht möglich.



Tafel 9: *Ethmolaimus pratensis* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

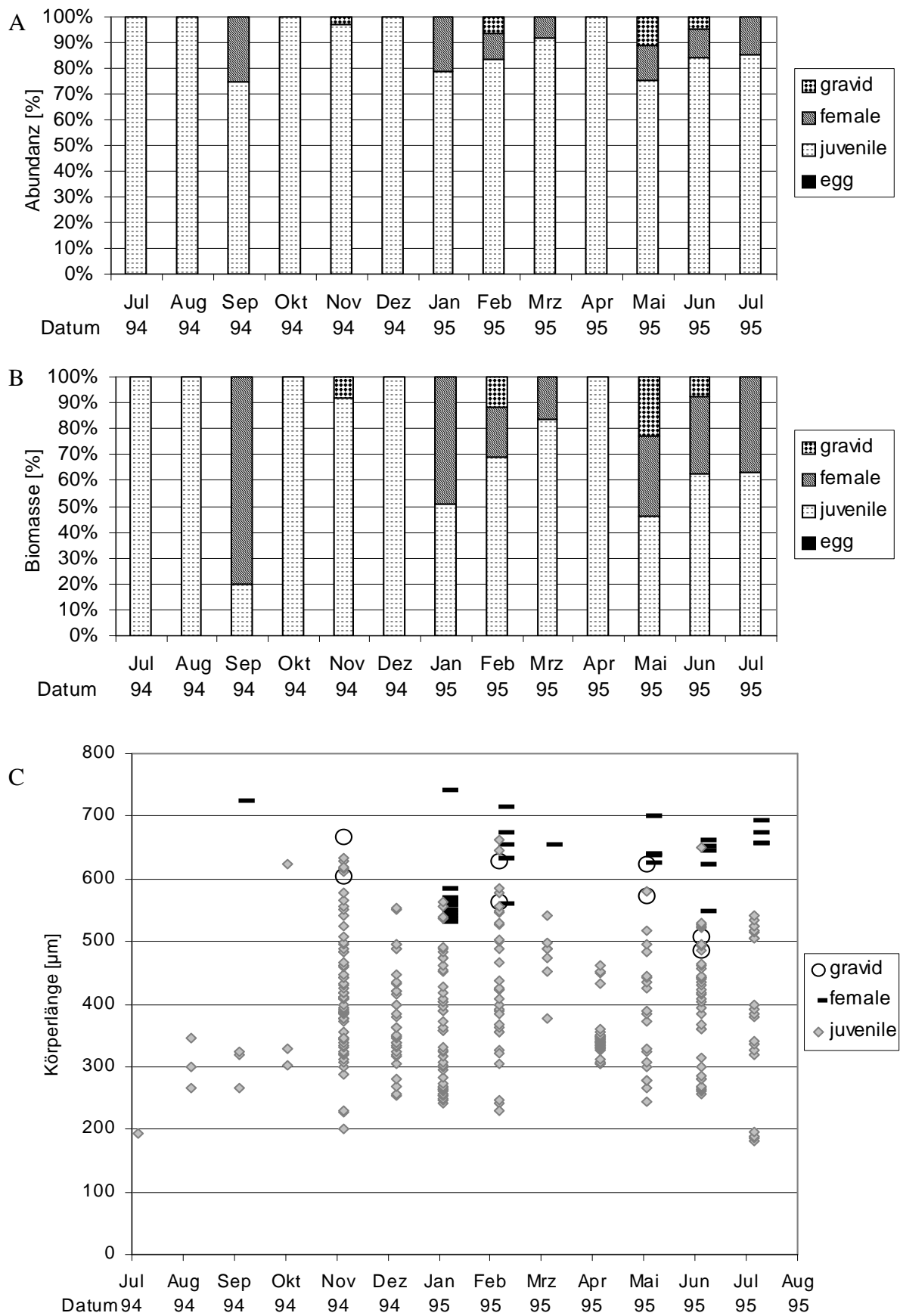


Abb. 34: *Ethmolaimus pratensis* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf
 A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Auch bei dieser Gattung ist die Zahl der validen Arten und ihre Abgrenzung umstritten. Jensen 1994 differenzierte 6 Arten, alle abundant in aquatischen Habitaten, seitdem ist noch eine weitere, *E. zullinii* (Eyualem-Abebe & Coomans, 1996) aus dem Lake Tana in Äthiopien beschrieben worden. Die Beschreibung jener Art lag mir nicht vor; nach Jensens Schlüssel gehörten alle bestimmbar Individuen des Breitenbaches der Art *E. pratensis* an. Diese ist trotz ihres Namens eine überwiegend limnische Art, die auch in feuchten Wiesen flussnaher Niederungen gefunden wird, häufiger jedoch in nährstoffarmen Seen.

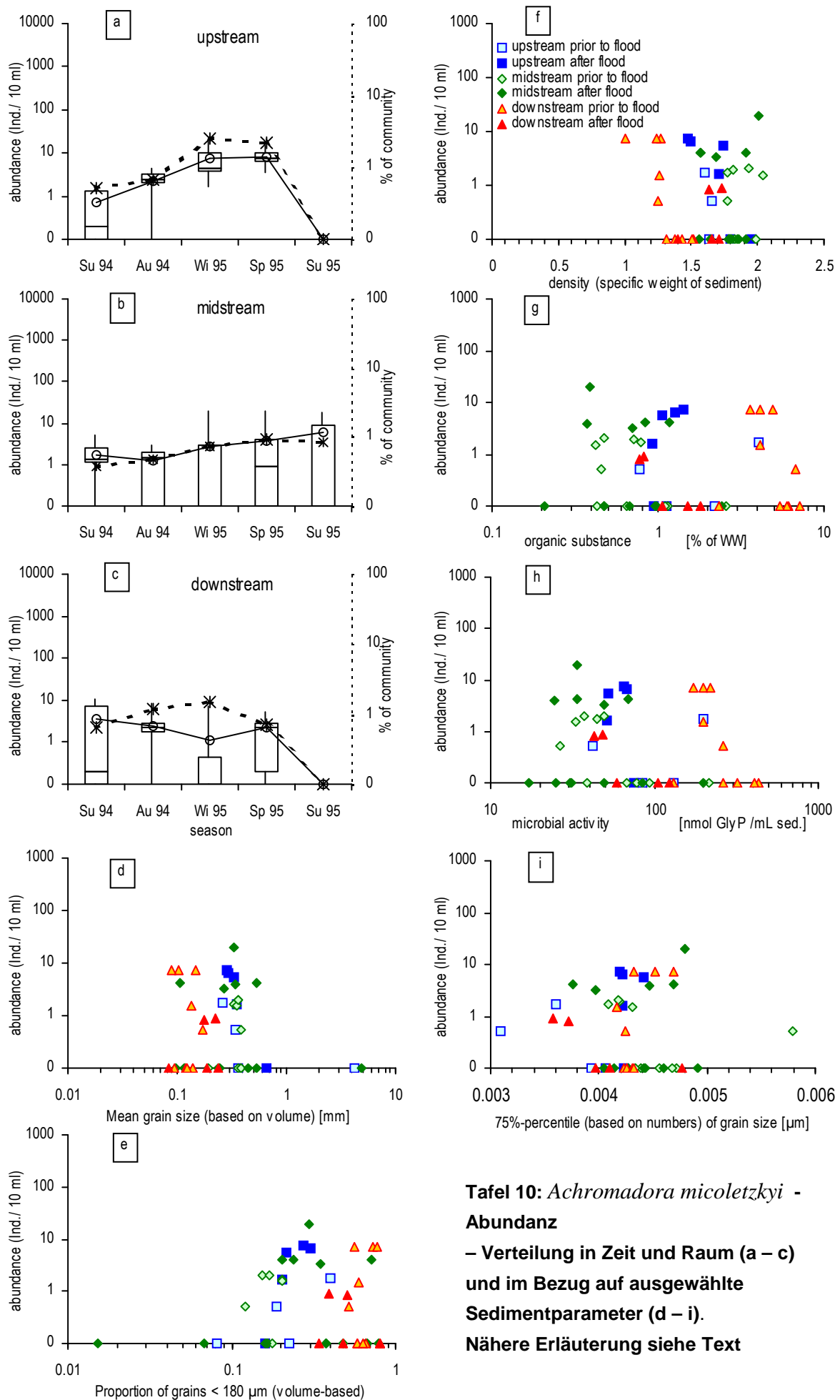
6.2.5.10 *Achromadora micoletzkyi*

Die Gattung *Achromadora* war im Breitenbach mit mindestens vier Arten (*A. longicauda*, *A. micoletzkyi*, *A. ruricola* sowie *A. terricola*) vertreten, von denen jedoch *A. micoletzkyi* über 75% des Materials ausmachte. Die Adulten dieser Art wurden daher hier zusammen mit allen Juvenilen der Gattung dargestellt (Tafel 10 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. Die Art hatte keinen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt im Bachlängslauf, 47% aller Individuen traten im Oberlauf auf, 30% im Mittellauf und 24% wurden im Unterlauf beobachtet.

Im Oberlauf stiegen die Individuenzahlen bis zum Winter und Frühling 1995 an, fielen im Sommer 1995 dagegen auf null ab. Im Mittellauf stiegen die mittleren Individuenzahlen über den ganzen Untersuchungszeitraum an, die höchste Stetigkeit wurde jedoch im Herbst 1994 bei niedrigen Abundanzen beobachtet. Im Unterlauf trat die Gattung unregelmäßiger auf, mit geringeren Abundanzen im Winter, aber keinem deutlichen Effekt des Hochwasserereignisses und ausschließlich Nullproben im Sommer 1995.

Achromadora trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 4,2 Individuen /10 ml auf, mit 2,7 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 2,1 Ind./10 ml im Unterlauf auf (alle Juvenilen der Gattung mitgerechnet), was Anteilen von 0,82%, 0,52% und 0,42% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,58% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war in 59% aller Proben vertreten.

Es bestanden keine klaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 10 d -i). *Achromadora* ist die einzige Gattung der Familie, die überhaupt terrestrische Arten enthält. *A. micoletzkyi*, *A. ruricola* sowie *A. terricola* gehören zu diesen vorwiegend terrestrischen Arten, die jedoch auch regelmäßig in aquatischen Habitaten gefunden werden. *A. longicauda* kann als limnische Art bezeichnet werden, es wurden jedoch nur zwei Individuen gefunden.



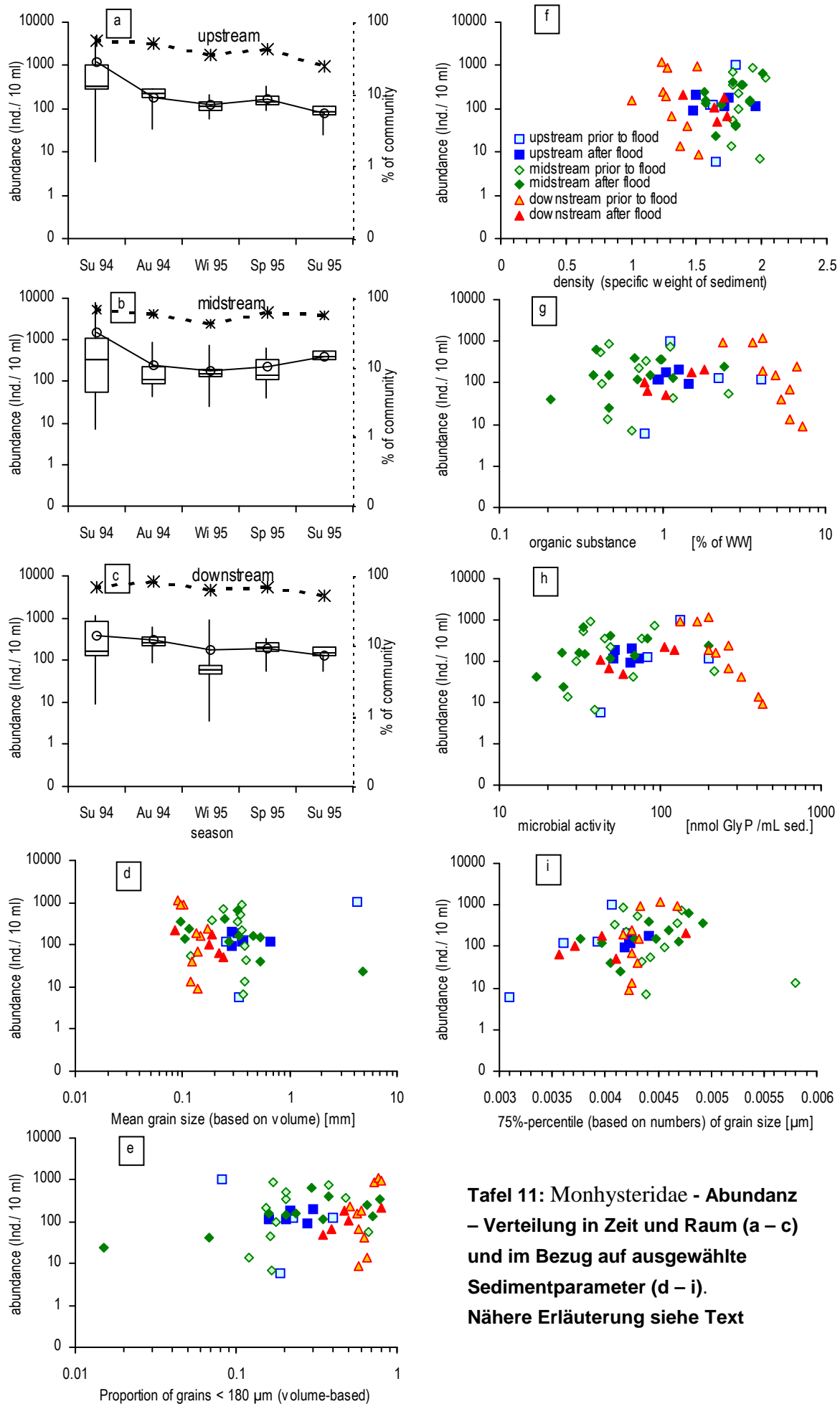
Tafel 10: *Achromadora micoletzkyi* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

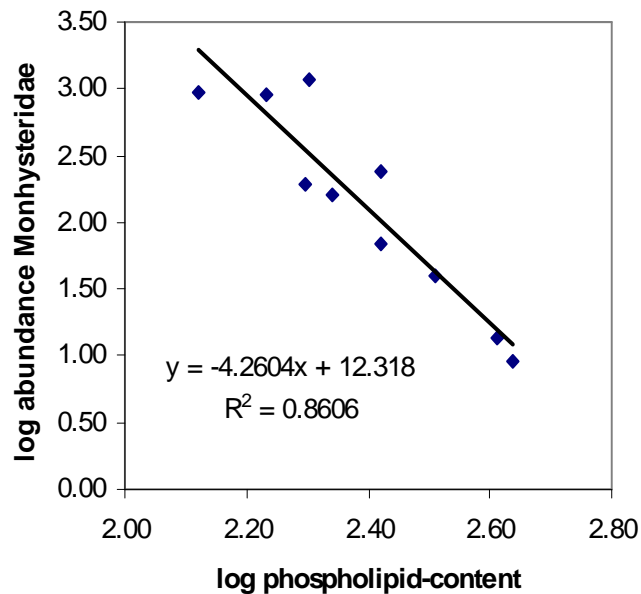
6.2.5.11 *Monhysteridae*

Dieser Familie war mit Abstand die dominante bezüglich ihrer Individuenzahl, weshalb eine weitgehende taxonomische Auflösung angestrebt wurde. Dennoch waren die meisten Juvenilen und auch etwa 10% der Adulten nicht auf Artniveau bestimmbar. Daher soll hier auch die Familie als solche summarisch dargestellt werden. Adulte der Gattungen *Monhystera*, *Eumonhystera* und *Monhystrella* wurden nachgewiesen, von denen *Eumonhystera* mit Abstand die häufigste war. Die Familie war an allen drei Probenstandorten gleichermaßen häufig, 33% aller Individuen traten im Oberlauf auf, 42% im Mittellauf und 25% im Unterlauf. Die Abundanzen des Oberlaufes zeigten generell einen fallenden Trend im Untersuchungszeitraum, aber starke Schwankungen von Monat zu Monat, wie sie bei einer geklumpten Besiedlung des Sedimentes und geringer Probenzahl nicht unerwartet sind. Im Mittel- und Unterlauf fielen die mittleren Abundanzen nach dem Winterhochwasser, also von Januar 1995 auf Februar 1995 auf 18% (Mittellauf) und auf 5% (im Unterlauf) der Abundanz des Vormonates ab. Ein ähnlich starker Abfall auf 7% des Vormonates war allerdings von September 94 auf Oktober 94 zu verzeichnen, ohne dass dies mit einem außergewöhnlichen Ereignis in Verbindung gebracht werden könnte. Im Mittellauf wurden die höchsten Dreimonatsmittel am Anfang und am Ende des Untersuchungszeitraumes verzeichnet, während im Unterlauf die Besiedlungsdichte etwa konstant blieb. In den Proben nach dem Winterhochwasser wurden die geringsten mittleren Abundanzen und die höchste Streuung der Einzelwerte beobachtet.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 362 Individuen /10 ml gefunden, 457 Ind./10 ml im Mittellauf und 269 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 71%, 90% und 53% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 71% im Gesamtmittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft war immer hoch, die Familie war in allen Proben vertreten (100%).

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 11) sind nicht sehr klar, allerdings scheint es einen Bereich mittleren Anteils organischer Substanz (Tafel 11 g) und mikrobieller Aktivität (Tafel 11 h) zu geben, in dem alle Proben Besiedlungsdichten über 100 /10 ml aufwiesen.





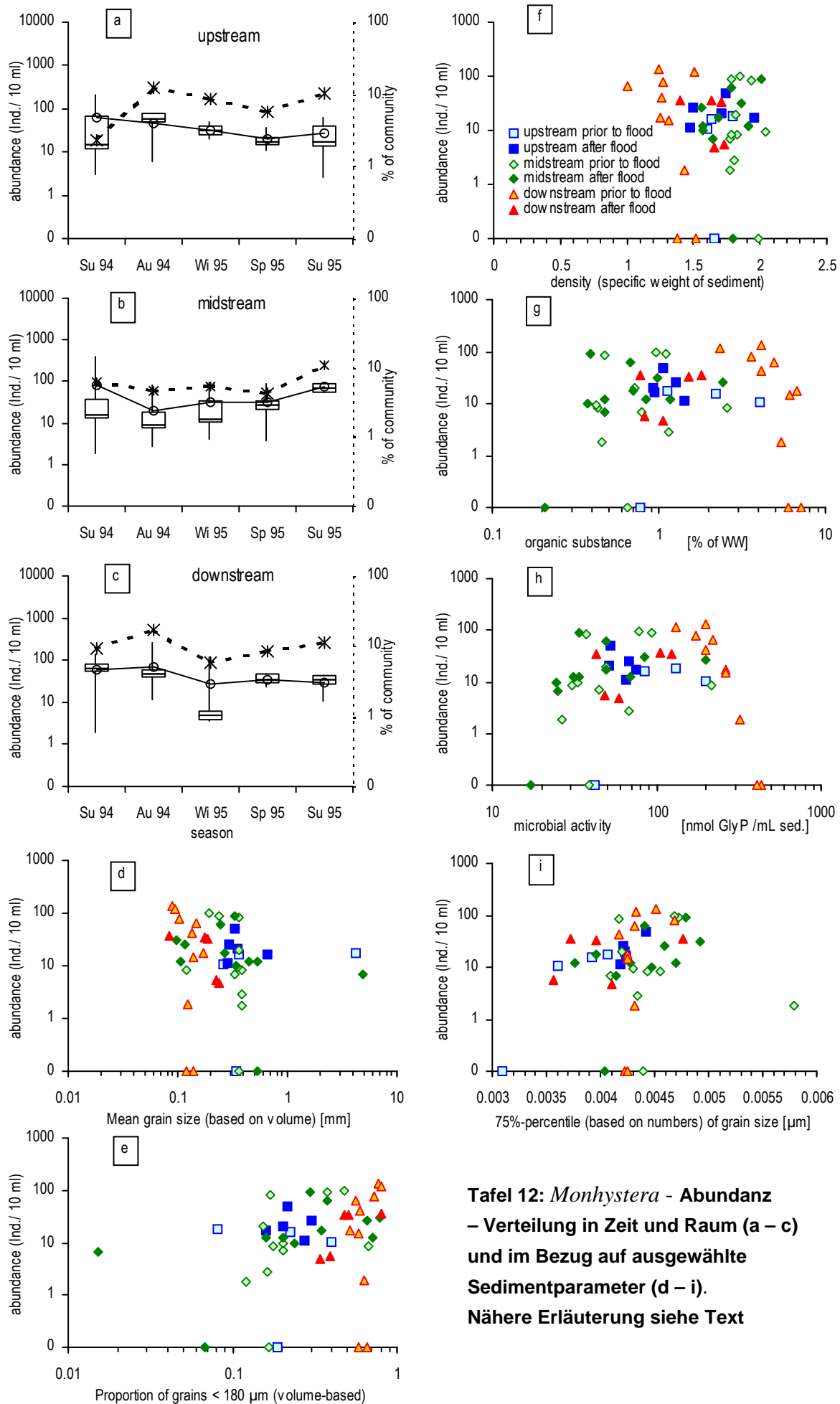
Dieser Bereich lag zwischen 1% und 4% des organischen Gehaltes bzw. zwischen 70 und 200 nmol GlyP/ml Sediment. Bei niedrigeren Phospholipidgehalten waren oft immer noch hohe Individuenzahlen zu verzeichnen, allerdings gab es auch Proben mit unter 10 Individuen /10 ml. Gleiches galt für superoptimale Phospholipidgehalte (wie sie nur im Unterlauf und vor dem Hochwasser beobachtet wurden). Bei diesen 10 Proben des Unterlaufes bestand eine negative Korrelation als klarer Trend zu geringeren Besiedlungsdichten bei höherer mikrobieller Aktivität (Tafel 11 h und Abb. 35), $r^2 = 0,85$ bei Logarithmierung beider Größen.

Abb. 35: Regressionsgerade des Phospholipidgehalts und der Abundanzen der Monhysteridae Unterlaufproben, vor Hochwasser; Proben mit Sedimentparametern (beide Messgrößen logarithmiert)

6.2.5.12 *Monhystera*

Die Juvenilen dieser Gattung waren durchweg nicht bestimmbar, da sich schon die Adulten (im Breitenbach fast ausschließlich Weibchen) nicht sehr deutlich voneinander unterschieden. Auch *Monhystera* hatte als Gattung vergleichbare Vorkommen an allen drei Probenstandorten mit 29% aller Individuen im Oberlauf, 31% im Mittellauf und 40% im Unterlauf. Im Untersuchungszeitraum wiesen die Abundanzen einen leicht fallenden Trend im Oberlauf auf, einen leicht steigenden im Mittellauf und einen weitgehend konstanten im Unterlauf, wenn auch mit großen Schwankungen von Probe zu Probe. Gerade im Zeitraum des Hochwassers fielen die Besiedlungsdichten ab, im Mittel- und Unterlauf um eine Größenordnung; ein Zusammenhang ist wahrscheinlich, wegen ähnlicher Schwankungen zu anderen Jahreszeiten, der geringen Zahl ausgewerteter Proben und ihrer großen Variabilität jedoch nicht nachweisbar.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 34 Individuen /10 ml gefunden, 35 Ind./10 ml im Mittellauf und 46 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 6,6%, 6,9% und 8,9% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 7,4% im Gesamtittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft war immer hoch. Die Gattung war in 85% aller Proben vertreten.



Tafel 12: *Monhystra* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen (Tafel 12) sind nicht deutlich, allerdings scheint es wie bei der Familie einen Bereich mittleren Anteils organischer Substanz (Tafel 12 g) und mikrobieller Aktivität (Tafel 12 h) zu geben, in dem alle Proben mittlere oder hohe Individuenzahlen hatten, während unter- und oberhalb dieses Zentralbereiches auch Nullproben zu finden waren. Deutlich Zusammenhänge können bei diesem höheren Taxon auch nicht erwartet werden, da es sich zeigte, dass die verschiedenen Arten der Gattung unterschiedliche Präferenzen hatten, s.u.

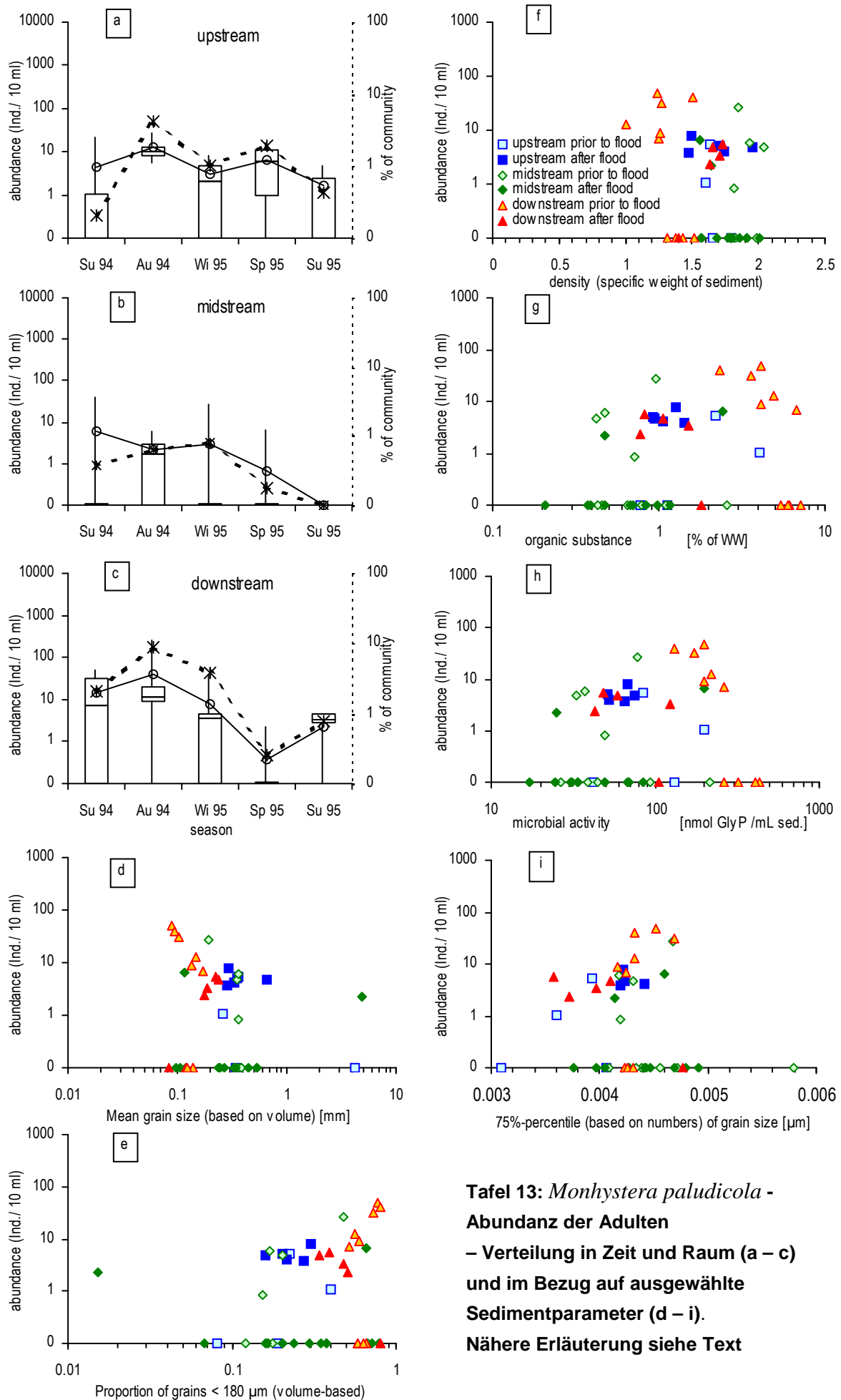
Bemerkenswert ist, dass im gesamten Material nur zwei Männchen der Gattung auftraten. Andrassy 1981a gab als einen wesentlichen Unterschied der von ihm differenzierten Gattungen *Monhystera* und *Eumonhystera* an, dass die letztere parthenogenetische Arten umfasse, während *Monhystera* zweigeschlechtlich sei (Andrassy 1981a, 1984a, Coomans & Eyualet-Abebe 2006). Für die beobachteten Populationen des Breitenbaches galt dies nicht, siehe Diskussion.

6.2.5.13 *Monhystera paludicola*

Etwa 25% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Monhystera* gehörten *M. paludicola* an, womit sie die zweithäufigste Art der Gattung war. Die Art wurde mit 66% ihres Vorkommens im Unterlauf angetroffen, 24% aller Individuen im Oberlauf und nur 10% im Mittellauf. Die Abundanzen der Adulten (Juvenile waren nicht von den anderen Arten zu unterscheiden) variierten stark von Probe, so dass Trends nur schlecht zu erkennen sind (Tafel 13). Allenfalls ist aus den Daten zu lesen, dass im Ober- und Mittellauf in den Sommerproben beider Jahre nur geringe Individuenzahlen zu finden waren, im Mittellauf sogar kein einziges adultes Individuum in den Proben des Juli 1995. Die höchsten Abundanzen wurden an allen drei Standorten im Herbst 1994, vor dem Hochwasser beobachtet. Die Abundanzen direkt nach dem Hochwasser waren geringer als die des Vormonates und blieben auch im darauf folgenden Frühjahr und Sommer 1995 niedriger als im übrigen Untersuchungszeitraum.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 6,8 Individuen /10 ml gefunden, 2,7 Ind./10 ml im Mittellauf und 18 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 1,3%, 0,5% und 3,6% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, ca. 1,8% im Gesamtmittel. Die Art war in 47% aller Proben vertreten.

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen sind erkennbar, insbesondere im Bezug auf die Korngröße (Tafel 13 d) und e), solange man sich bei der Interpretation auf die Proben mit Individuen beschränkt; Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter. Die höchsten Besiedlungsdichten von *M. paludicola* fanden sich in den Proben mit feinen Korngrößen. Wiederum war der Trend am deutlichsten in den Proben des Unterlaufes vor dem Hochwasser. Weiterhin trat die Art vermehrt in Proben mit erhöhtem Gehalt organischer Substanz bzw. mikrobieller Aktivität auf, auch wenn es bei den höchsten Gehalten Nullproben gab. Diese Proben waren weitgehend anoxisch.



Tafel 13: *Monhystra paludicola* -
Abundanz der Adulten
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

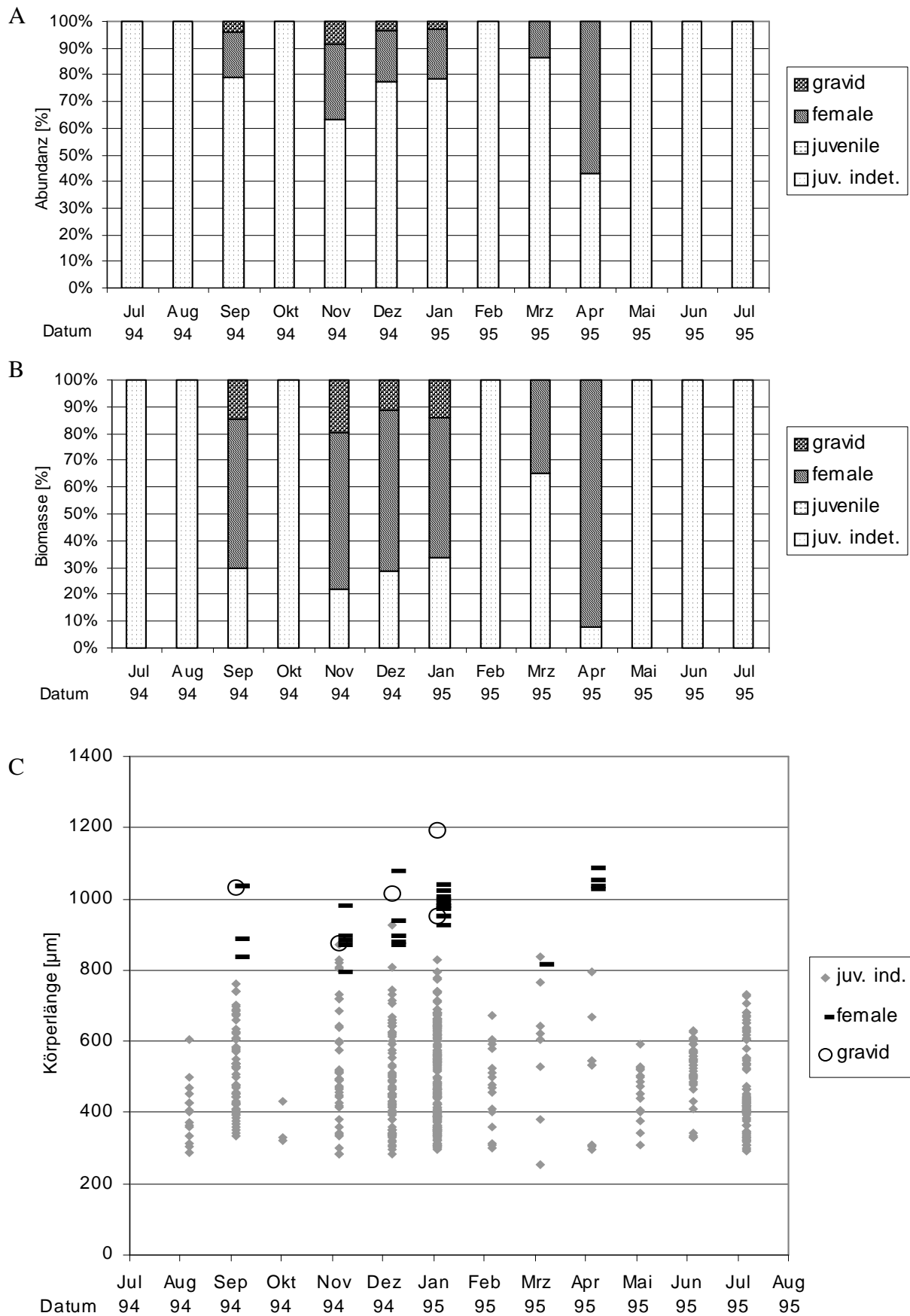


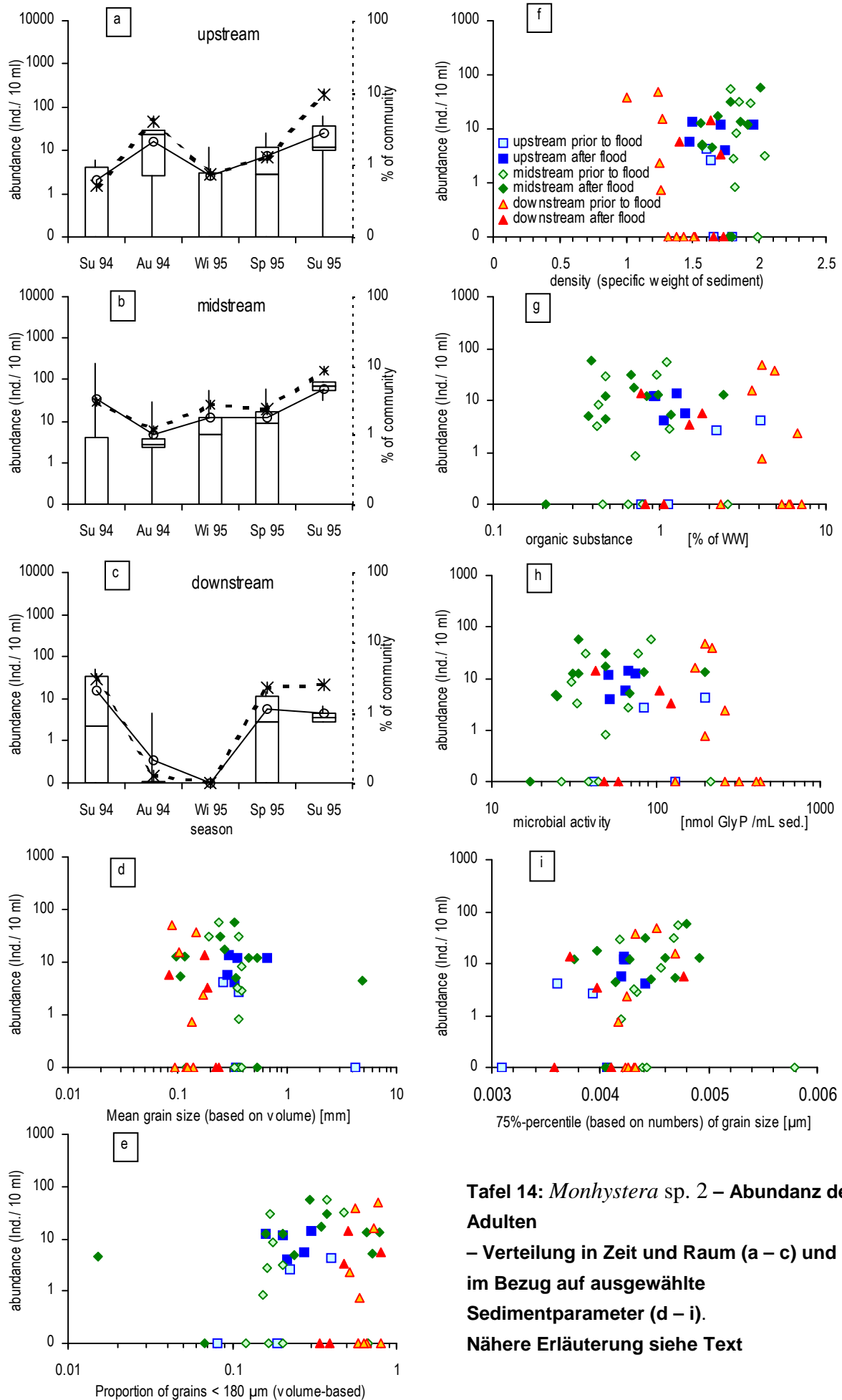
Abb. 36: *Monhystera paludicola* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf (Juvenile aller Arten!)
 A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. 3 Generationen? Weitere Erklärung siehe Text.

Bei dieser Art wurde auch versucht, anhand der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 36, Proben aus dem Mittellauf). Die Analyse wird durch die Unbestimmbarkeit der Juvenilen erschwert; in der Abbildung werden alle als *Monhystera* bestimmten Juvenilen zusammen mit den als *M. paludicola* bestimmten Adulten dargestellt. Das Verhältnis zwischen Juvenilen und Adulten ist dadurch in beide Richtungen unsicher und fehlerbehaftet. Einerseits wird nur ein Viertel der dargestellten (größeren) Juvenilen der Art *M. paludicola* angehören. Andererseits können kleine Juvenile nur bis zur Familienebene bestimmt werden, diese werden hier nicht dargestellt.

Beide Fehler werden sich zu einem gewissen Grad kompensieren, es wurde jedoch kein Versuch unternommen, dies quantitativ abzuschätzen. In Abb. 36 c können mehrere etwa synchron heranreifende Kohorten Juveniler erkannt werden. Bei Adulten ist die zeitliche Serie von November 1994 bis Januar 1995 aufschlussreich, in der die gefundenen adulten Individuen von Monat zu Monat größer wurden, was - entsprechende Langlebigkeit postulierend - für das Ausreifen adulter Individuen spricht, die nach der Geschlechtsreife noch etwas weiterwachsen. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre, dass die später adult gewordenen Individuen der Kohorten bereits als Juvenile größer waren als die zu einem früheren Zeitpunkt geschlechtsreif gewordenen Individuen.

Im Februar gab es im Mittellauf keine Adulten und in den Folgemonaten auch nur wenige Juvenile, so dass sich hier tatsächlich ein Effekt des Winter-Hochwassers abzeichnen scheint. Im Frühjahr 1995 wuchsen dann wieder starke Kohorten heran, ohne dass bis Juli 1995 allerdings schon wieder Adulte auftraten. Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass es sich bei diesen Juvenilen um ein Gemisch aller gefundenen *Monhystera*-Arten handelt. Dass *M. paludicola* zu diesen Kohorten beigetragen hat, ist wahrscheinlich, aber nicht zu belegen. Die Analyse wird für diese Art zusätzlich dadurch erschwert, dass *M. paludicola* zwar insgesamt ein Viertel aller adulten *Monhystera* ausmachte, aber gerade im Mittellauf, von dem eine durchgehende monatsweise Probenserie vorliegt, nur 9% der auf Artniveau bestimmten *Monhystera* Individuen ausmachte (dagegen 22% und 42% im Ober- und Unterlauf). Das gesamte Bild der Größenverteilung lässt auf etwa drei Generationen pro Jahr schließen, und dies wird auch für andere *Monhystera*-Arten ähnlicher Größe gelten.

Monhystera paludicola ist eine Art, die saubere Gewässer bevorzugt (Hirschmann 1952, Schiemer et al. 1969), häufig in eher tiefen Seen gefunden wurde und niedrige Wassertemperaturen zu bevorzugen scheint (Biro 1968, 1973, Traunspurger 1991a).



Tafel 14: *Monhystera* sp. 2 – Abundanz der Adulten

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c) und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

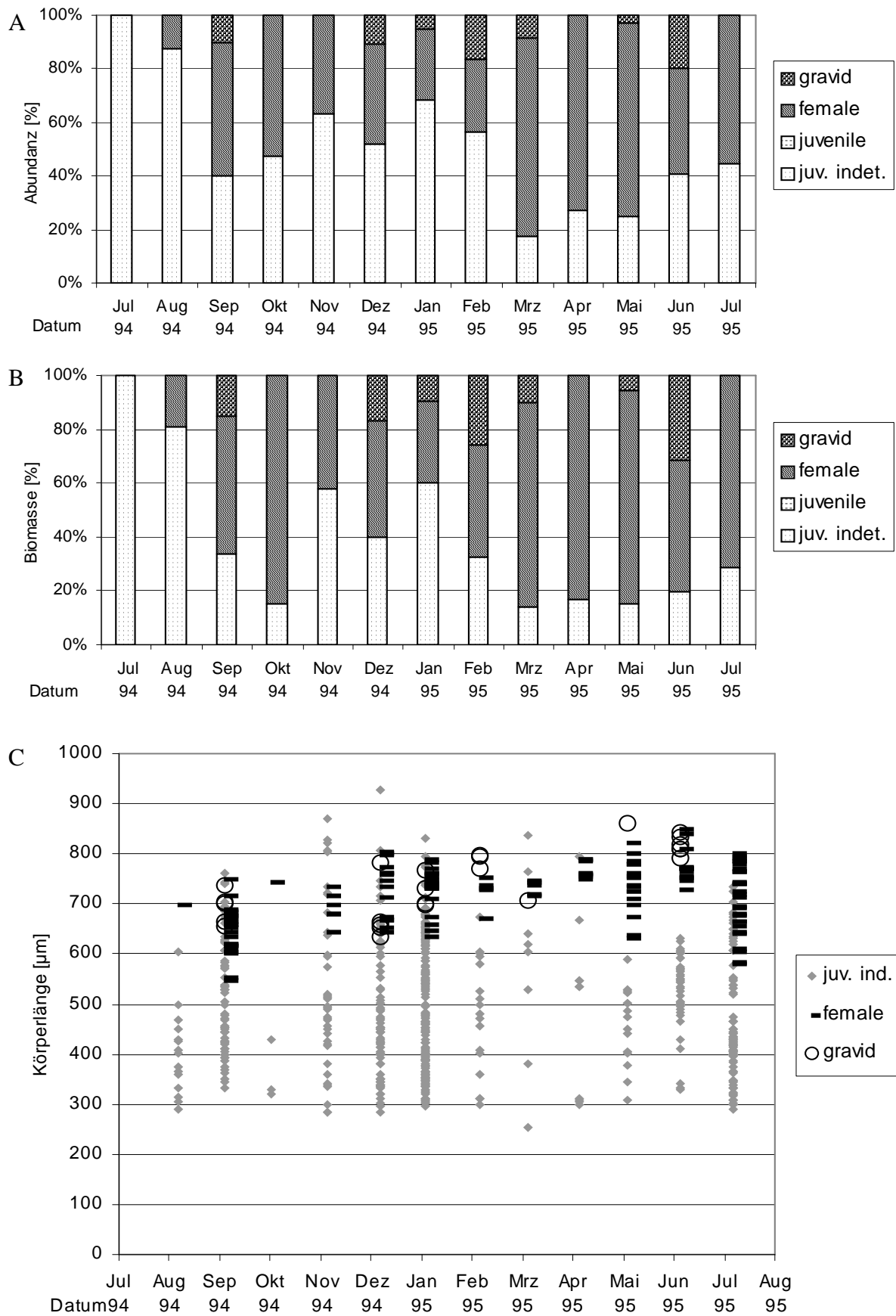
6.2.5.14 *Monhystera* sp. 2

Etwa 27% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Monhystera* gehörten dieser kleineren *Monhystera*-Art an, womit sie die häufigste Art der Gattung war. Die Art hatte den Schwerpunkt ihres Vorkommens im Mittellauf, wo 55% aller adulten Individuen gefunden wurden, 29% im Oberlauf und 16% im Unterlauf. Die Abundanzen der Adulten (juvenile waren nicht von den anderen Arten zu unterscheiden) variierten stark von Probe zu Probe, so dass Trends nur schlecht zu erkennen sind (Tafel 14). Im Ober- und Mittellauf nahmen die Abundanzen im Untersuchungszeitraum generell zu, im Unterlauf waren nur geringe Individuenzahlen im Herbst 1994 und gar keine im Winter 1995 zu finden. An allen Standorten wurde die größte Stetigkeit der Art in den Proben des Sommer 1995 beobachtet, was im Ober- und Mittellauf auch mit den größten Individuenzahlen einherging.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 9,0 Individuen /10 ml gefunden, 16,87 Ind./10 ml im Mittellauf und 4,9 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 1,8%, 3,3% und 1,0% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, ca. 2,0% im Gesamtmittel. Die Art war in 48% aller Proben vertreten.

Im Gegensatz zur zuvor besprochenen Art wurde *M. sp. 2* weder vermehrt in Sedimenten mit besonders hohen mikrobiellen Aktivitäten noch bei hohem organischem Gehalt gefunden; es war kein sicherer Trend bei irgendeinem Sedimentparameter ausgebildet. Nur bei dem Parameter der sehr feinen mineralischen Partikeln gibt es eine schwache Bevorzugung von Sedimenten mit weniger dieser Partikel, also mit einem höheren 75%-Quantil (Tafel 14 h). Auch Nullproben gab es hier generell nur bei Sedimenten mit vielen Partikeln im Übergangsbereich Feinschluff / Ton, bei den übrigen Parametern waren Nullproben über die ganze Spanne verteilt.

Wiederum wurde bei dieser Art versucht, anhand der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 37, Proben aus dem Mittellauf). Auch hier werden in der Abbildung alle als *Monhystera* bestimmten Juvenilen zusammen mit den als *M. sp. 2* bestimmten Adulten dargestellt und die gleiche Problematik besteht wie bei *M. paludicola* erläutert. Die in Abb. 37 c dargestellten Juvenilen sind folglich die gleichen wie die bei *M. paludicola* dargestellten, und es ist offensichtlich, dass einige besonders große Juvenile mit Sicherheit einer anderen Art angehören als der hier behandelten. Das Heranwachsen juveniler Kohorten wurde bereits bei der vorigen Art diskutiert (es handelt sich bei den Juvenilen ja um die gleichen Daten). Es wird davon ausgegangen, dass die dargestellten Juvenilen zu einem erheblichen Teil der Art *M. sp. 2* zuzuordnen sind, da 56% aller adulten *Monhystera* Individuen des Mittellaufes dieser Art angehörten.

Abb. 37: *Monhystera* sp. 2 - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf (Juvenile aller Arten!)

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. 3 Generationen? Weitere Erklärung siehe Text.

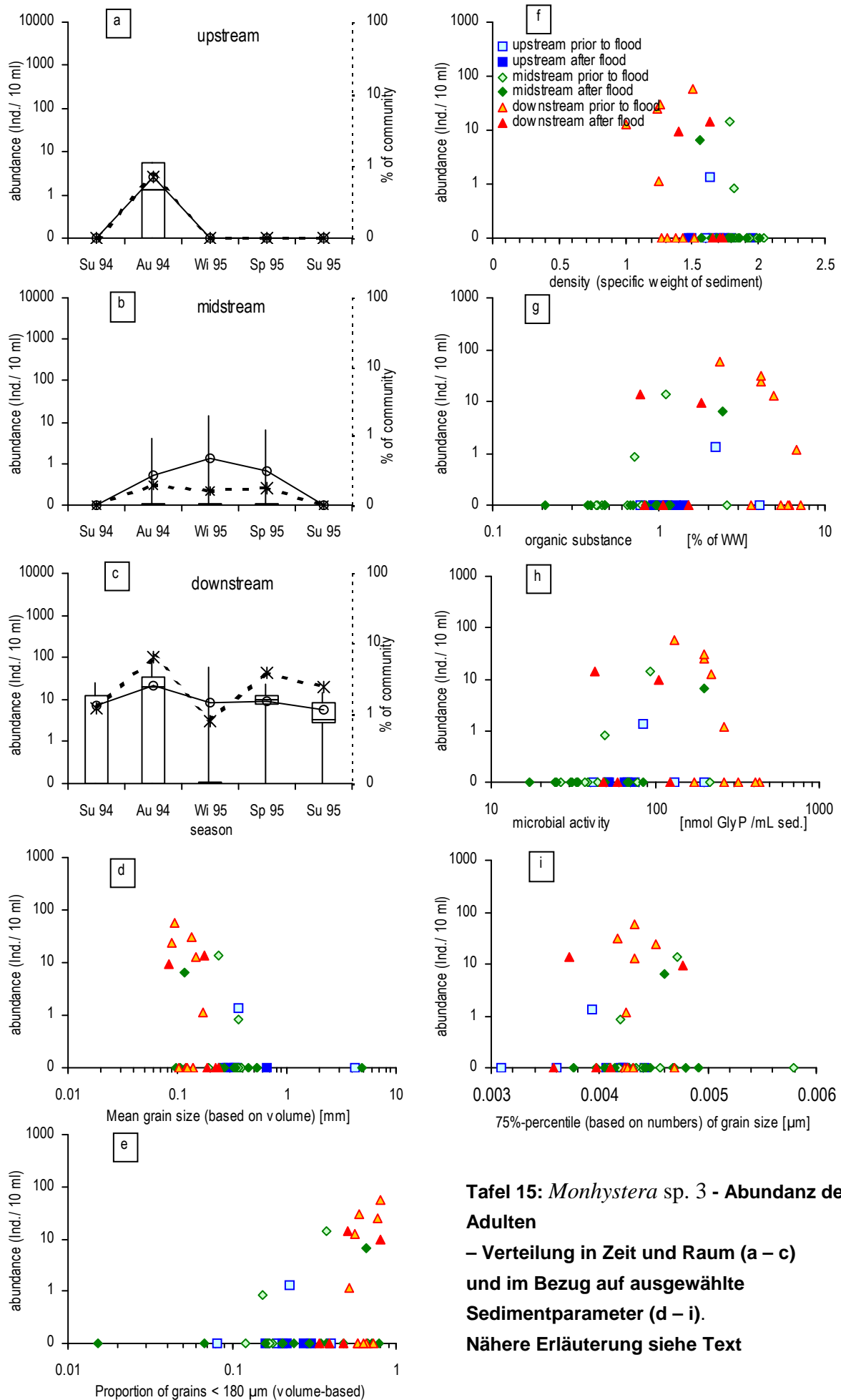
Adulte traten im Mittellauf in fast allen Monaten auf, allerdings mit Häufungen im September 1994, Dezember 1994 und Januar 1995, sowie im Juni 1995, was wiederum auf etwa drei Generationen pro Jahr schließen lässt. Auffällig waren erhebliche Anzahlen Adulter im Frühjahr, insbesondere im Mai 1995, deren Herkunft vor dem Hintergrund äußerst niedriger Anzahlen Juveniler in den Vormonaten (Effekt des Winter-Hochwassers?) unklar bleibt, sofern man generell lokales Heranreifen der Generationen postuliert. Einwanderung von anderen Habitaten ist die wahrscheinliche Erklärung. Allerdings könnte es sich auch um zufallsbedingte Schwankungen bei der Probennahme handeln: In Verbindung mit dem geklumpten Vorkommen der meisten Arten ist die Zahl ausgewerteter Proben für eine eindeutige Interpretation zu gering.

6.2.5.15 *Monhystera* sp. 3

Etwa 15% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Monhystera* gehörten dieser kleineren *Monhystera*-Art an, womit sie die dritthäufigste Art der Gattung war. Die Art hatte den Schwerpunkt ihres Vorkommens im Unterlauf, wo 94% aller adulten Individuen gefunden wurden, 2,5% im Oberlauf und 3,2% im Mittellauf. Die Abundanzen der Adulten (Juvenile waren nicht von den anderen Arten zu unterscheiden) sind in Tafel 15 a - c dargestellt. Im Oberlauf war die Art nur in Proben vom Sommer 1994 vertreten, im Mittellauf waren durchgängig nur wenige Individuen in wenigen Proben. Im Unterlauf waren die mittleren Individuenzahlen generell in gleicher Größenordnung, allerdings war die Art von 8 Wochen nach dem Hochwasser bis zum Ende des Untersuchungszeitraumes regelmäßiger, also in mehr Proben, anzutreffen als vor dem Hochwasser. In den Proben direkt nach dem Hochwasser fehlte die Art ganz.

Bei dieser Auswertung ist jedoch generell die geringere zeitliche Auflösung im Ober- und Unterlauf zu bedenken; so waren März- und April-Proben nur des Mittellaufes ausgewertet worden. Wie schnell die Art im Unterlauf nach dem Hochwasser wieder auftrat, war wegen der fehlenden Proben nicht zu verfolgen.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 0,4 Individuen /10 ml gefunden, 0,5 Ind./10 ml im Mittellauf und 14,3 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 0,07%, 0,09% und 2,8% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 1,0% im Gesamtmittel. Die Art war in 26% aller Proben vertreten.



Tafel 15: *Monhystra* sp. 3 - Abundanz der Adulten

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

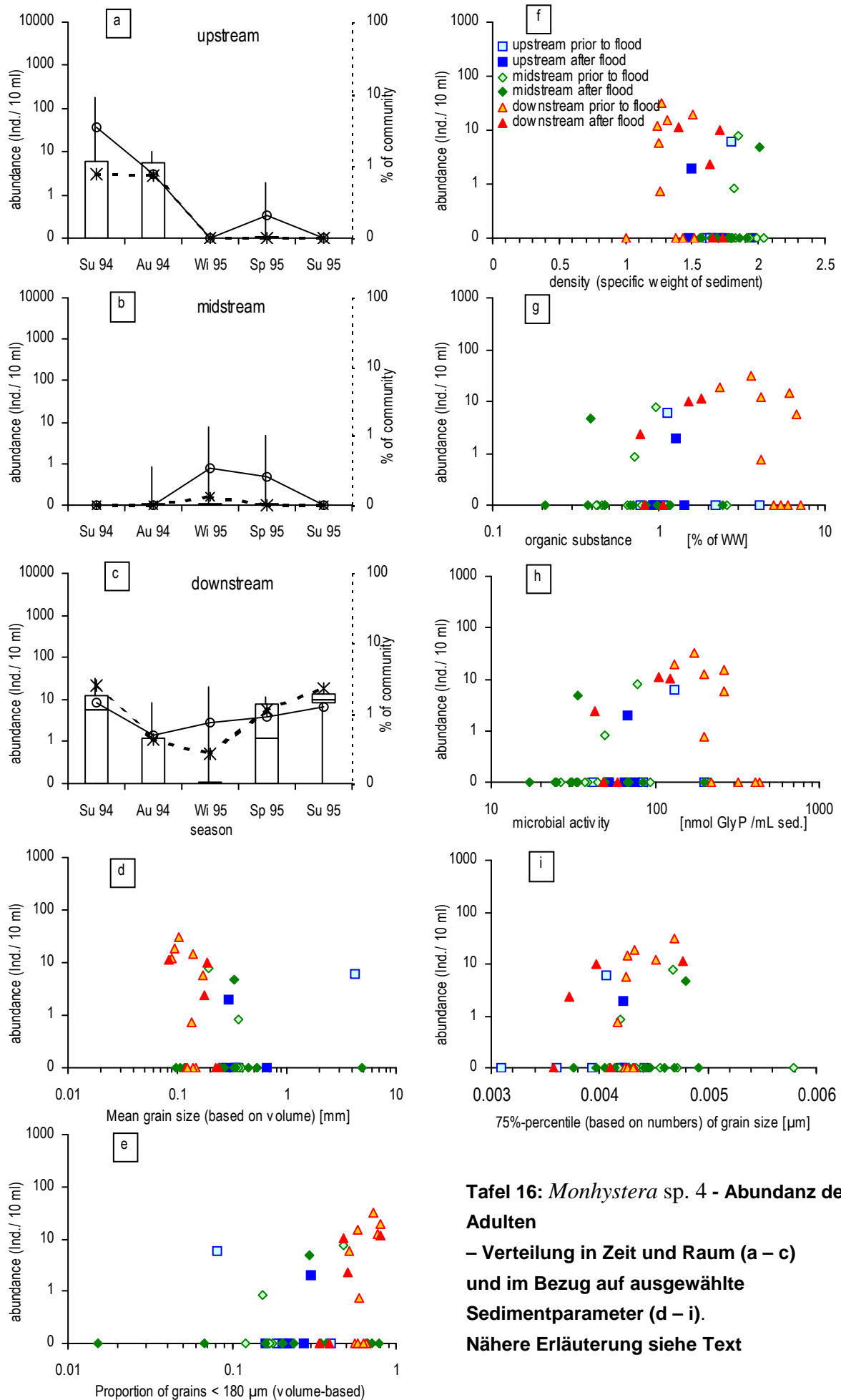
Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar, was auch an der hohen Zahl von Nullproben liegen wird. Obschon *M. sp.3* eine Art des Unterlaufes war, also generell eher in Proben hohen organischen Gehaltes und hoher mikrobieller Aktivität zu finden war, fehlte sie in den Proben mit den höchsten Werten (Tafel 15 g + h); die höchsten Individuenzahlen wurden in einer Probe mit für den Unterlauf vergleichsweise niedrigem Phospholipidgehalt und relativ wenig organischer Substanz gefunden. Weiterhin bevorzugte *M. sp. 3* feine Sedimente (Tafel 15 d + e). Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter, nur nicht bei den feinsten Sedimenten.

6.2.5.16 *Monhystera sp. 4*

Etwa 10% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Monhystera* gehörten dieser *Monhystera*-Art an, womit sie die seltenste der regelmäßig gefundenen Arten der Gattung war. Diese Art wurde vorwiegend in Proben des Unterlaufes gefunden. Allerdings gab es eine Probe im Oberlauf mit sehr hohen Abundanzen, wodurch 68% aller adulten Individuen im Oberlauf gefunden wurden (allerdings nur in 5 Proben), 2,3% im Mittellauf und 30% im Unterlauf. Die Abundanzen der Adulten (Tafel 16, Juvenile waren nicht von den anderen Arten zu unterscheiden) variierten stark von Probe. Im Oberlauf wurde die Art 1994 regelmäßig, nach dem Hochwasser nur noch in wenigen Proben gefunden. Im Mittellauf war kein Trend im Jahreslauf erkennbar, wogegen *M. sp. 4* im Unterlauf zum Ende des Untersuchungszeitraumes deutlich zunahm, mit höchsten Abundanzen im Sommer 1995. Im Winter fehlte die Art im Februar 1995, unmittelbar nach dem Hochwasser, aber schon im Folgemonat wurden wieder Adulte gefunden (Angabe wieder nur für den Mittellauf, da vom Ober- und Unterlauf keine Proben des März und April ausgewertet wurden).

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 9,3 Individuen /10 ml gefunden, 0,3 Ind./10 ml im Mittellauf und 4,2 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,8%, 0,06% und 0,8% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,9% im Gesamtmittel. Die Art war nur in 23% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar, was ebenfalls an der hohen Zahl von Nullproben liegen mag, allerdings wurden in Sedimenten mit hoher mikrobiologischer Aktivität im allgemeinen höhere Individuenzahlen gefunden. Bis auf das stärkere Vorkommen im Oberlauf ähnelt die Verteilung derjenigen der Art *M. sp. 3*. Auch *M. sp. 4* bevorzugte feine Sedimente (Tafel 16 d + e) mit eher hohen Gehalten organischer Substanz. Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter, nur nicht bei den feinsten Sedimenten.



Tafel 16: *Monhystra* sp. 4 - Abundanz der Adulten

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).

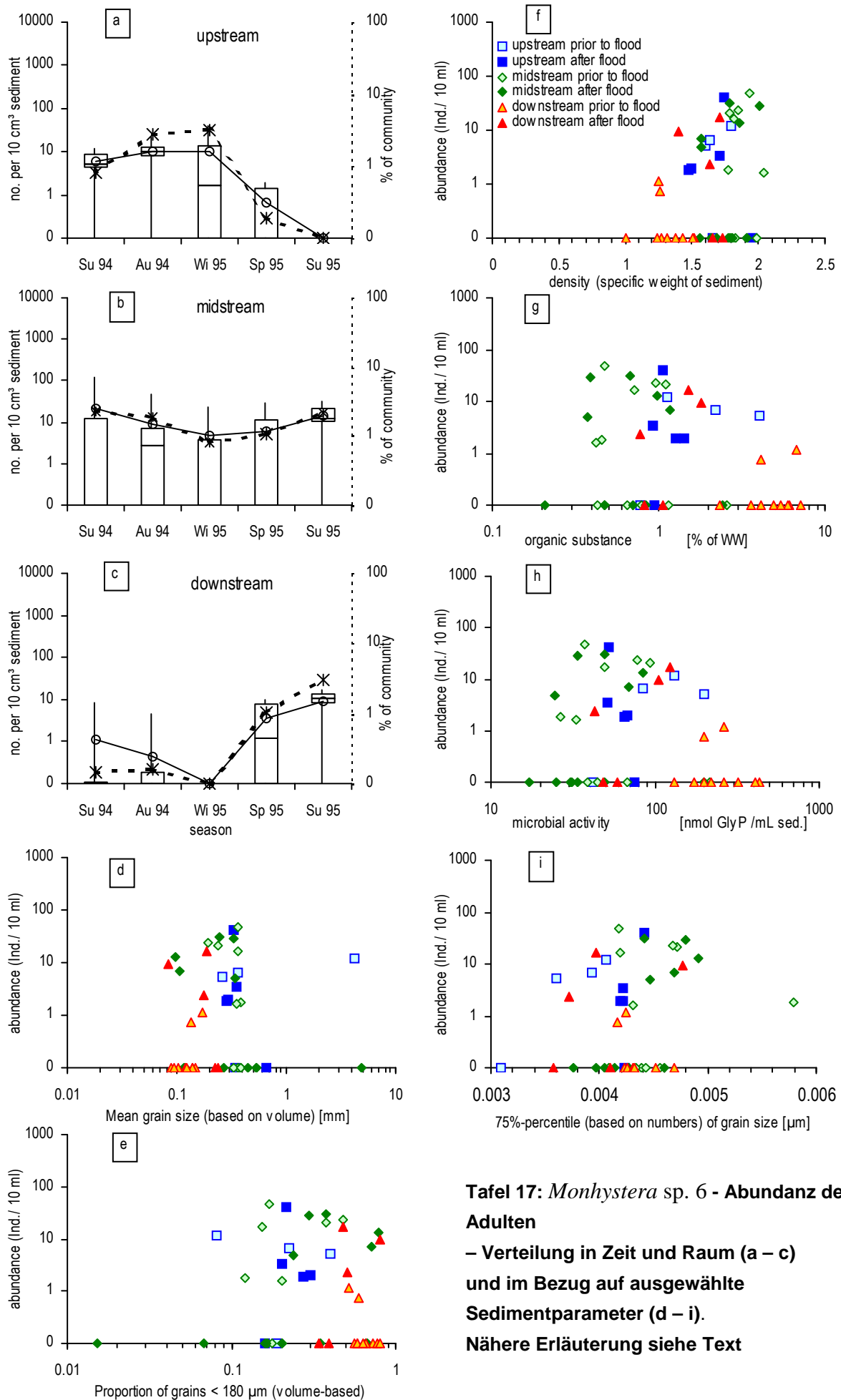
Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.17 *Monhystera* sp. 6

Etwa 14% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Monhystera* gehörten dieser *Monhystera*-Art an, womit sie eine Art mittlerer Häufigkeit war. 34% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 54% im Mittellauf und 12% im Unterlauf. Die Abundanzen der Adulten (Tafel 17, Juvenile waren nicht von den anderen Arten zu unterscheiden) variierten stark zwischen den Proben. Im Oberlauf wurden bis zum Winter nennenswerte Abundanzen beobachtet, die danach jedoch abfielen. Im Mittellauf lag der Verbreitungsschwerpunkt dieser Art. Im Unterlauf fehlte die Art im Sommer und Herbst 1994 in den meisten Proben, im Winter ganz. Zum Frühjahr und Sommer 1995 wurden dagegen wieder ansteigende Anzahlen gefunden.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel mit 5,7 Individuen /10 ml gefunden, 9,2 Ind./10 ml im Mittellauf und 2,0 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,1%, 1,8% und 0,4% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 1,1% im Gesamtmittel. Die Art war in 40% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Ein gewisser Trend zu höheren Abundanzen in Sedimentproben höheren spezifischen Gewichts war festzustellen (Tafel 17 f), weiterhin waren die mittleren Abundanzen höher in Proben mit wenig organischer Substanz und geringerer mikrobieller Aktivität (Tafel 17 g + h); alle drei Sedimentparameter sind miteinander kreuzkorreliert. Zwischen Abundanzen und dem Median der Korngröße bestand kein Zusammenhang, jedoch mit dem Anteil von Partikeln <180 µm. Je niedriger deren Anteil war, desto höher waren die Abundanzen. Die Beziehung war allerdings nur schwach. Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter, nur nicht bei den Proben höchster spezifischer Dichte. *M. sp. 6* war einer der wenigen Arten, die überwiegend im Mittellauf zu finden war. In den Ordinationsanalysen wurde sie oft im Zentrum abgebildet, immer deutlich getrennt von den zuvor behandelten *Monhystera*-Arten, was ebenfalls für von den anderen Arten abweichende Habitatansprüche bzw. Präferenzen spricht.

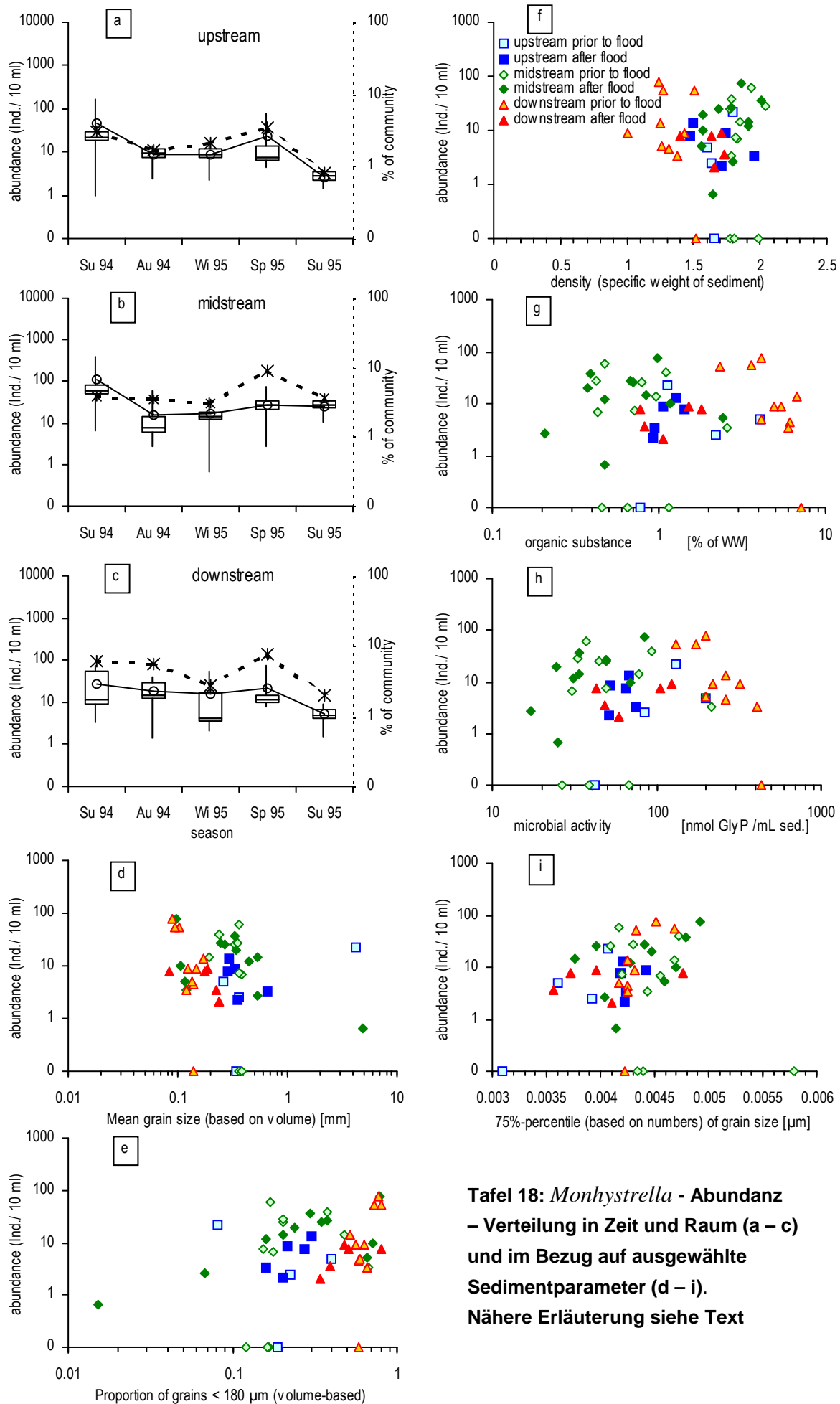


Tafel 17: *Monhystra* sp. 6 - Abundanz der Adulten

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text



Tafel 18: *Monhystrella* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.18 *Monhystrella*

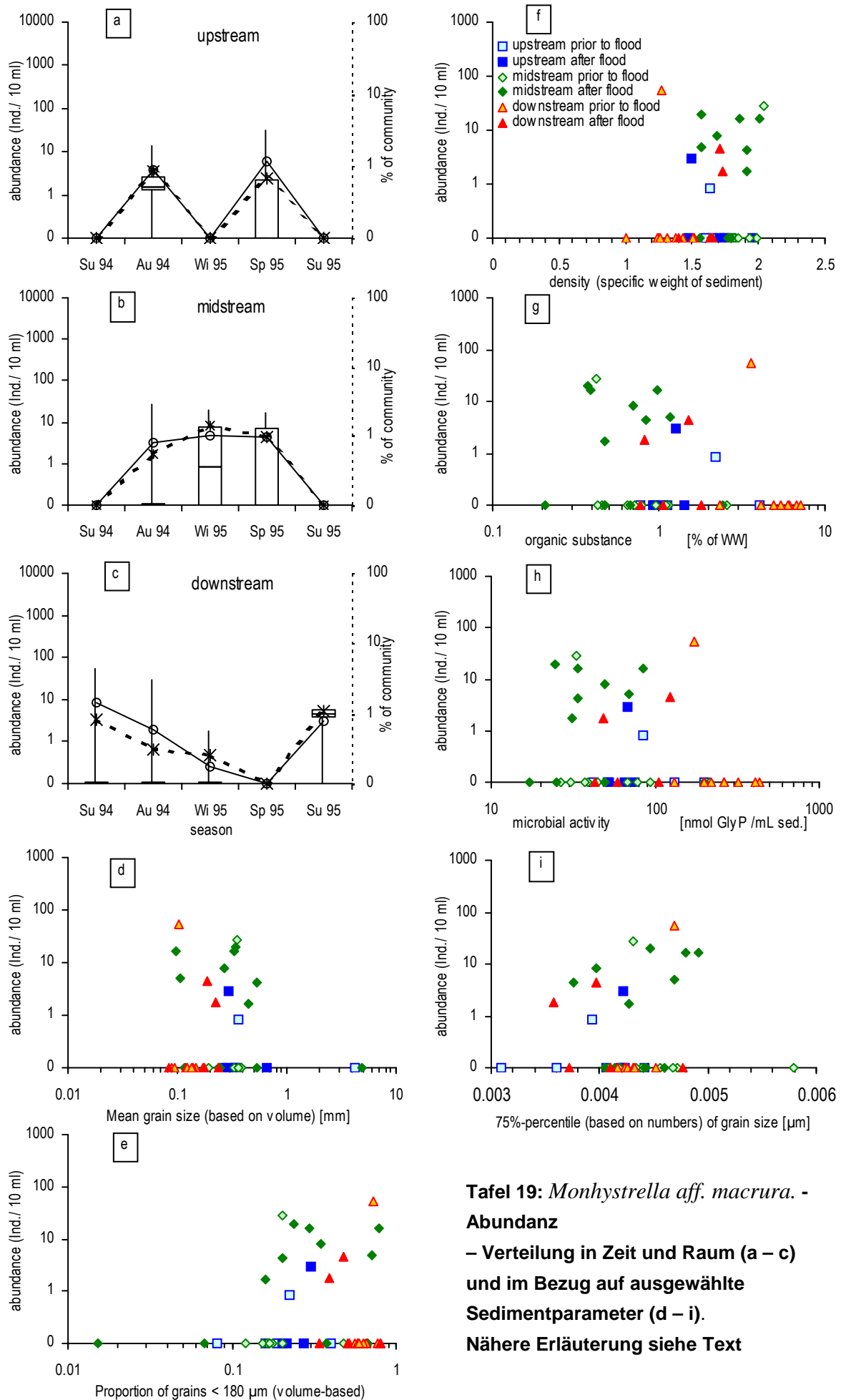
Die Juvenilen dieser Gattung waren ebenfalls nicht bestimmbar. Allerdings wurde für Bilanzen der Anteile an der Gesamtlebensgemeinschaft und Produktionsabschätzungen versucht, juvenile den häufigen Arten zuzuordnen (siehe Sektion B Bestimmung, Material und Methoden). *Monhystrella* hatte als Gattung den Schwerpunkt des Vorkommens im Mittellauf, 28% aller Individuen wurden im Oberlauf gefunden, 46% im Mittellauf und 26% im Unterlauf. Die Abundanzen waren an allen Probenstellen relativ gleichförmig, und fielen auch im Zeitraum des Hochwassers nicht sehr ab

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel mit 13 Individuen /10 ml gefunden, 22 Ind./10 ml im Mittellauf und 13 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 3,4%, 4,3% und 2,5% für den jeweiligen Bachabschnitt entsprach, ca. 3,1% im Gesamtmittel. Die Gattung war in 88% aller Proben vertreten.

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen sind nicht deutlich. Am ehesten ist ein Trend zu höheren Individuenzahlen in Proben mit wenigen Feinpartikeln zu erkennen (Tafel 18 i). Möglicherweise besteht auch ein schwacher Zusammenhang zwischen anderen Korngrößenparametern und Individuenzahlen (Tafel 18 d und e), wobei die am meisten verwendete Kenngröße, die mittlere Korngröße (Tafel 18 d) am wenigsten Zusammenhang erkennen lässt, doch auch die übrigen der ausgewählten Parameter zeigen keine deutliche Korrelation mit den Abundanzen. Die Gattung hat einen starken Schwerpunkt in marinen Habitaten, es gibt eine Reihe halophiler und thermophiler Vertreter, die Sonderhabitate bewohnen (Coomans & Eyualem-Abebe 2006), Hodda et al. 2006) daneben aber auch terrestrische und limnische Vertreter.

6.2.5.19 *Monhystrella aff. macrura*

Etwa 20% aller adulten Individuen der Gattung *Monhystrella* gehörten *M. aff. macrura* an, womit diese Art die dritthäufigste Fraktion der Gattung darstellte, die zweithäufigste war die der unbestimmbaren Individuen. Die Art hatte den Schwerpunkt ihres Vorkommens im Mittellauf, wo 50% aller adulten Individuen gefunden wurden, 22% im Oberlauf und 28% im Mittellauf. Die Abundanzen sind in Tafel 19 a -c dargestellt, sie variierten stark von Probe, und die Art wurde nur in 22% aller Proben gefunden. Im Oberlauf wurden nur im Herbst und Frühjahr überhaupt Individuen gefunden, im Mittellauf fehlten sie im Sommer, während im Unterlauf zumindest im Sommer 1995 die meisten Proben einige Individuen enthielten.



Tafel 19: *Monhystrella aff. macrura*. - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c) und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 1,0 Individuen /10 ml gefunden, 1,5 Ind./10 ml im Mittellauf und 0,8 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 0,2%, 0,29% und 0,15% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, ca. 0,2% im Gesamtmittel. Die Art war in 23% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Am ehesten ist wiederum ein schwacher Trend zu höheren Individuenzahlen bei feineren Sedimenten auszumachen (Tafel 19 f, g und h). Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter.

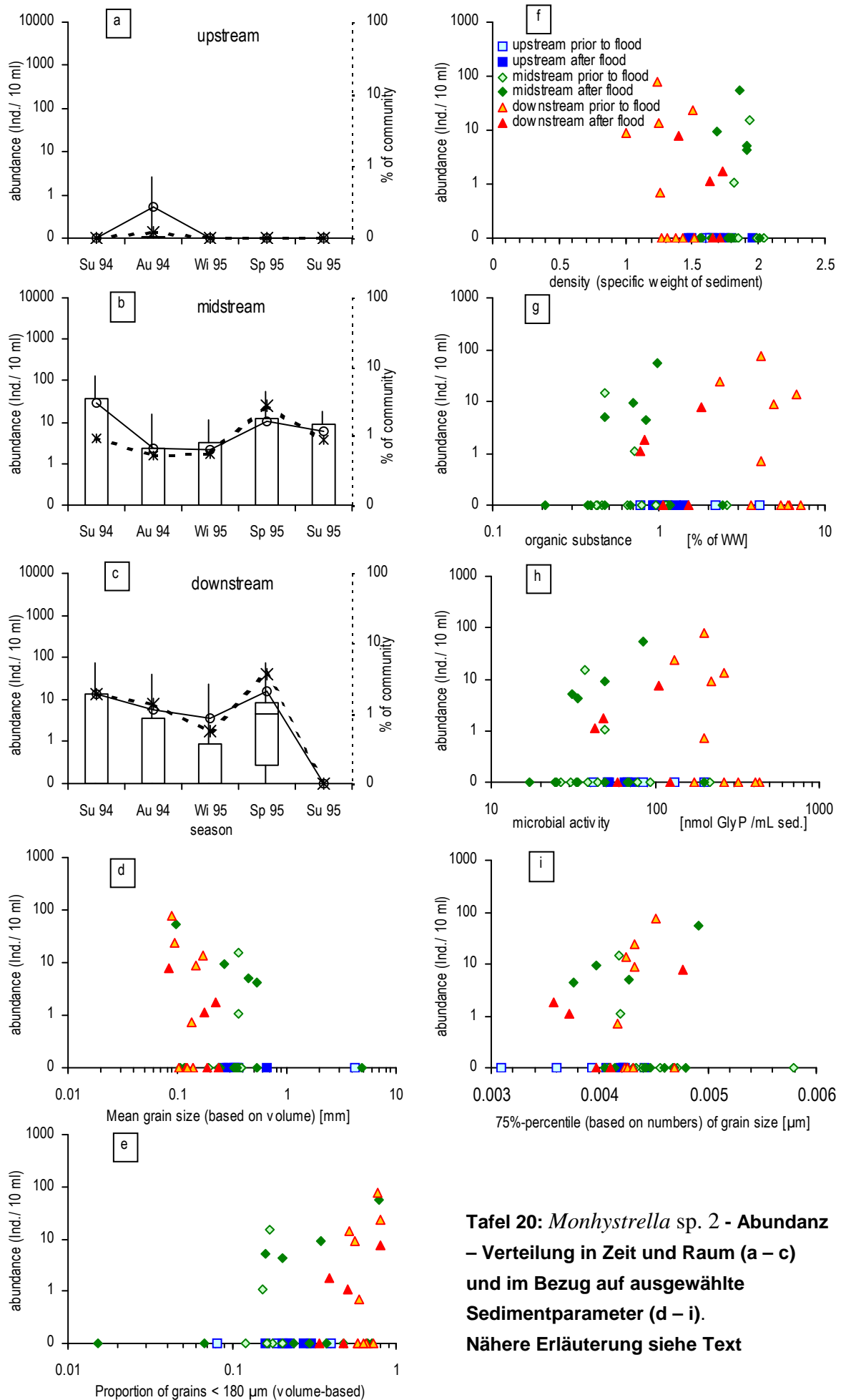
M. macrura ist eine amphibische Art, die in limnischen wie terrestrischen Habitaten gefunden wurde, die Zuordnung der Individuen des Breitenbachs zu dieser Art ist allerdings nicht sicher.

6.2.5.20 *Monhystrella* sp. 2

Etwa 38% aller adulten Individuen der Gattung *Monhystrella* gehörten *M.* sp. 2 an, womit diese Art die häufigste der Gattung war (die zweithäufigste Fraktion war die der unbestimmbaren Individuen). Die Art war gleichmäßig im Mittellauf und Unterlauf mit je etwa 50% aller adulten Individuen vertreten und fehlte praktisch im Oberlauf. Die Abundanzen sind in Tafel 20 a - c dargestellt, sie variierten stark von Probe, und die Art wurde nur in knapp 30% aller Proben gefunden. Im Mittellauf waren die Abundanzen relativ gleichförmig, im Unterlauf folgte einer Abundanzspitze im Frühjahr 1995 eine Serie von Proben im Sommer, in denen die Art völlig fehlte.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel mit 0,03 Individuen /10 ml gefunden, 2,8 Ind./10 ml im Mittellauf und 2,6 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 0,01%, 0,55% und 0,51% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,35% im Gesamtmittel. Die Art war in 30% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Wieder ist ein schwacher Trend zu höheren Individuenzahlen bei feineren Sedimenten auszumachen (Tafel 20 d und e). Allerdings waren die Abundanzen niedriger in Proben mit hohen Anteilen sehr feiner Partikel (Tafel 20 i). Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter.



Tafel 20: *Monhystrella* sp. 2 - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.21 *Eumonhystera*

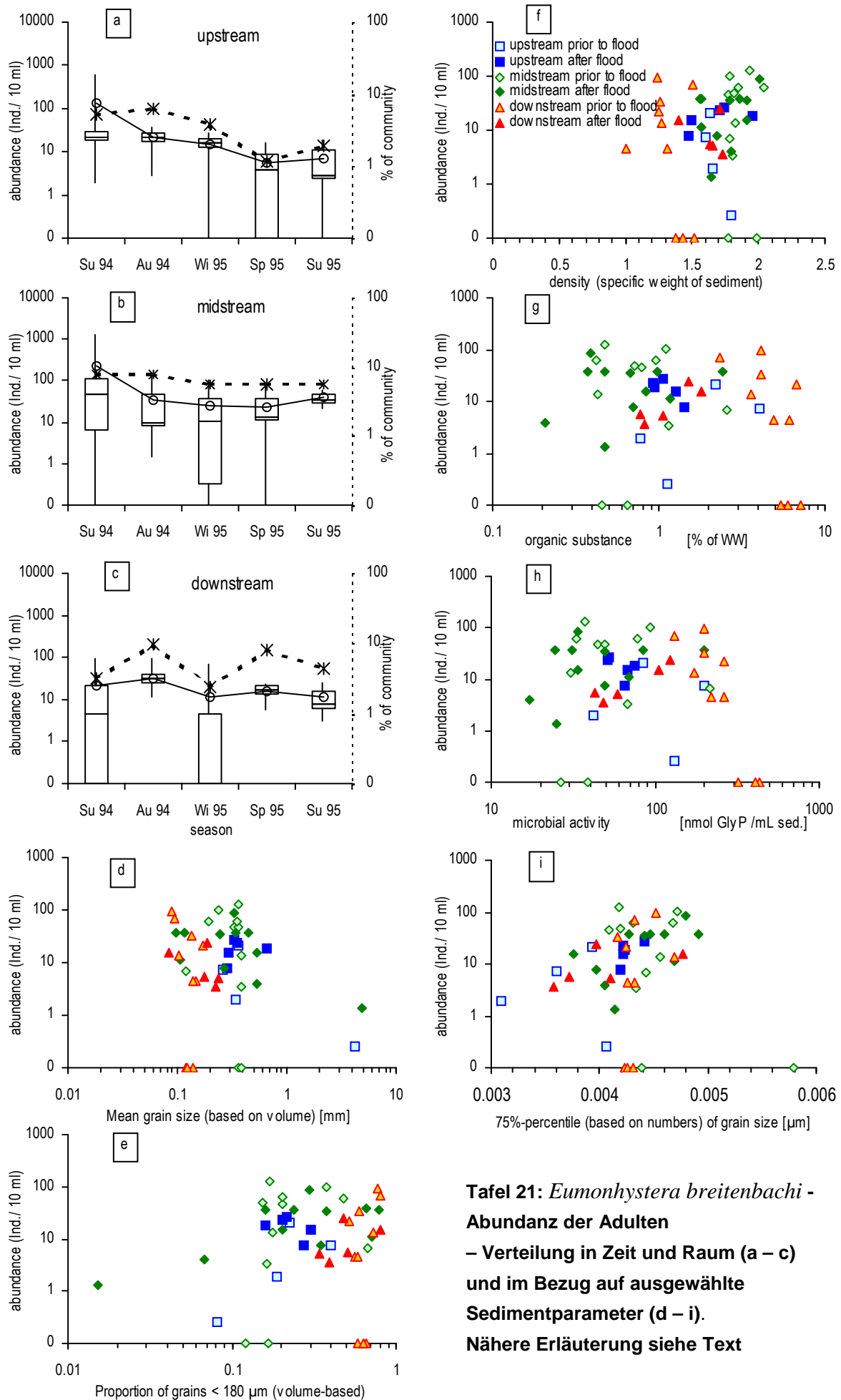
Die Gattung *Eumonhystera* dominierte die Lebensgemeinschaft mit Abstand, und eine Art, *E. breitenbachi* machte mehr als die Hälfte der Gattung aus. Daher sind bei logarithmischer Darstellung die Abundanzen der Monhysteridae (Tafel 11) und die der Art *E. breitenbachi* (Tafel 22) recht ähnlich, so dass die Darstellung der intermediären Werte der Gattung verzichtbar war. Auch *Eumonhystera* war juvenil meist nicht bestimmbar. Zwar wurden für Biomasse- und Produktionsbestimmungen Zuordnungen der Juvenilen nach morphometrischen Merkmalen versucht (vergleiche Tafel 21 und Tafel 22), die hier für die Gattung und die behandelten Arten gegebenen Relativangaben beziehen sich jedoch auf die Verhältnisse zwischen den Adulten, denen alle Juvenile nur anteilig zugeordnet wurden. *Eumonhystera* hatte als Gattung den Schwerpunkt ihres Vorkommens im Mittellauf, aber eudominante Vorkommen an alle drei Probenstandorten mit 38% des Aufkommens im Oberlauf, 43% im Mittellauf und 19% im Unterlauf. Die Abundanzen des Oberlaufes zeigten im Beprobungszeitraum einen leicht fallenden Trend, im Mittellauf zum Winter fallende und danach wieder ansteigende Abundanzen, und einen weitgehend konstanten im Unterlauf, wenn auch mit großen Schwankungen von Probe zu Probe, insbesondere im Herbst 1994. Im Zeitraum des Hochwasser fielen die Besiedlungsdichten ab, im Mittel- und Unterlauf um eine Größenordnung; ein Zusammenhang ist wahrscheinlich, wegen ähnlicher Schwankungen zu anderen Jahreszeiten, der geringen Zahl ausgewerteter Proben und ihrer großen Variabilität jedoch nicht sicher nachzuweisen. Hierbei ist auch zu berücksichtigen, dass nicht an allen Standorten für alle Monate Probendaten vorliegen, so waren März- und April-Proben nur des Mittellaufes ausgewertet worden, nicht die des Ober- und Unterlaufes.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 337 Individuen /10 ml gefunden, 380 Ind./10 ml im Mittellauf und 170 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 52%, 66% und 54% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 58,5% im Gesamtmittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft war immer hoch. Die Gattung war in 98% aller Proben vertreten.

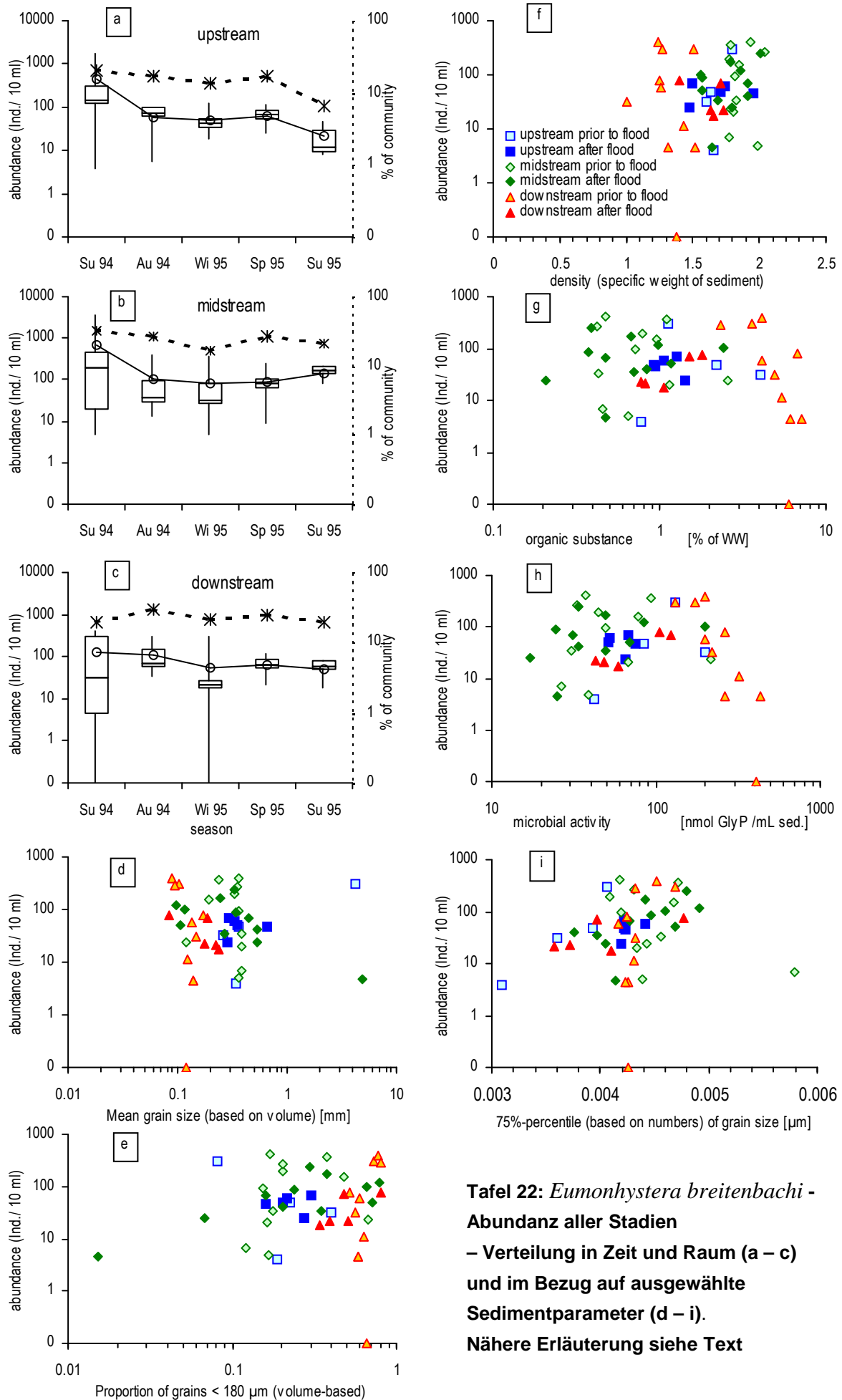
Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen ähneln den für die Familie beobachteten und seien hier nicht erneut aufgeführt, siehe 6.2.5.11: Monhysteridae.

6.2.5.22 *Eumonhystera breitenbachi* (= *E. sp. 18*)

Etwa 51% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Eumonhystera* gehörten dieser bislang unbekannten Art an, womit sie die mit Abstand häufigste Art der Gattung war. 26% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 42% im Mittellauf und 32% im Unterlauf.



Tafel 21: *Eumonhystera breitenbachi* - Abundanz der Adulten
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text



Tafel 22: *Eumonhystera breitenbachi* - Abundanz aller Stadien
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Die Abundanzen der Adulten (Tafel 21, und aller Stadien Tafel 22, Juvenile nach Proporz und Morphometrie zugeordnet (siehe Sektion B, S. 100, 107 und 153) unterscheiden sich nicht wesentlich auf logarithmischer Skala, variierten jedoch stark von Probe zu Probe.

Diese Art war mit 29,5% aller adulten Nematoden die mit Abstand häufigste Art des Breitenbaches im Untersuchungszeitraum. (Alternativangabe: 8% aller gesammelten Nematoden waren Weibchen dieser Art). Da bei *Eumonhystera* auch juvenile Individuen aufgrund morphologischer Messungen sowie nach der Gesamthäufigkeit zugeordnet werden konnten, ist auch eine Häufigkeitsangabe bezogen auf alle Nematodenstadien möglich. Danach gehörten 27,4% der Nematoden aller Stadien der Art *E. "breitenbachi"* an. Die folgenden Angaben beziehen sich auf alle Stadien (Tafel 22).

Im Oberlauf war die Art mit den höchsten Dichten im Sommer 1994 anzutreffen, im Jahresmittel mit 140 Individuen pro 10 ml Sediment (4-1729). Im Jahreslauf sank die Abundanz dort über 73, 42, 64 auf 11,5 Ind./10 ml Sediment ab. Über die meiste Zeit des Jahres gehörten zwischen 14% und 20% aller Nematoden dieser Art an, nur im Sommer 1995 (nur Monat Juli analysiert) fiel ihr Anteil auf 6,4% ab, 21% im Jahresmittel.

Auch im Mittellauf waren die Abundanzen im Sommer 1994 am höchsten. Im Jahresmittel wurden 236 Ind./10 ml gefunden (5-3575). Niedrigere Abundanzen wurden im Winter nach dem Hochwasser beobachtet, nämlich 32 Ind./10 ml, bis zum Sommer 1995 (nur Monat Juli analysiert) waren jedoch wieder 164 Ind. in jeder 10 ml Probe. Der Anteil der Art an der Nematodengemeinschaft betrug im Mittellauf etwa 41%. Im Unterlauf waren die mittleren Abundanzen etwas niedriger, die Mittelwerte der Jahreszeiten schwankten zwischen 21 und 71 Ind./10 ml (0-397), es war kein Trend über die Zeit zu erkennen. Der Anteil der Art an der Nematodengemeinschaft lag bei 26% (19% -30%). Im Zeitraum nach dem Hochwasser fielen die Besiedlungsdichten im Ober- und Mittellauf nur leicht ab, im Unterlauf dagegen deutlich, die der Adulten um mehrere Größenordnungen.

Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen ähneln auch hier den für die Familie beobachteten und seien nicht erneut aufgeführt, siehe 6.2.5.11: Monhysteridae.

Bei dieser Art war aufgrund ihrer Dominanz der durch Fehlzuordnungen Juveniler bedingte Fehler am geringsten, und es wurde daher versucht, die morphometrischen Daten aller Stadien der Art³³ zur Abschätzung von Häutungsstadien zu verwenden.

³³ Es muss davon ausgegangen werden, dass kleinsten Juvenilen aus zwei Gründen unterrepräsentiert sind: Aus methodischen Gründen werden während der Extraktion sehr kleine Juvenile nur teilweise erfasst, und ihre Zuordnung auch nur zu einer Gattung - geschweige denn einer Art - wäre rein spekulativ.

Dabei wurde von den folgenden Annahmen ausgegangen:

- Jede Häutung sei durch ein erhöhtes Wachstum gekennzeichnet (die frische Kutikula wird durch Wasseraufnahme gedehnt)
- Die Häutungen finde bei der gesamten Population in der Regel innerhalb distinkter Größenspannen statt. Die Größenspannen zwischen den Stadien seien daher im Histogramm durch geringere Häufigkeit der entsprechenden Größenklassen erkennbar.
- Zufallsbedingte Häufungen bestimmter Größenklassen in Einzelproben seien durch Vereinigung aller Proben aller Standorte mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeglichen.

Allometrisches Wachstum voraussetzend, wurden die Größenklassen mit progressivem Inkrement berechnet, d.h. bei doppelt so großen Nematoden ist die Klassenbreite auch doppelt so groß. Das so erstellte Histogramm ist als Abb. 38 wiedergegeben. Für einige Diskontinuitäten sind Größenangaben näherungsweise angegeben. Juvenile, Adulte und Gravide wurden durch verschiedene Signaturen differenziert.

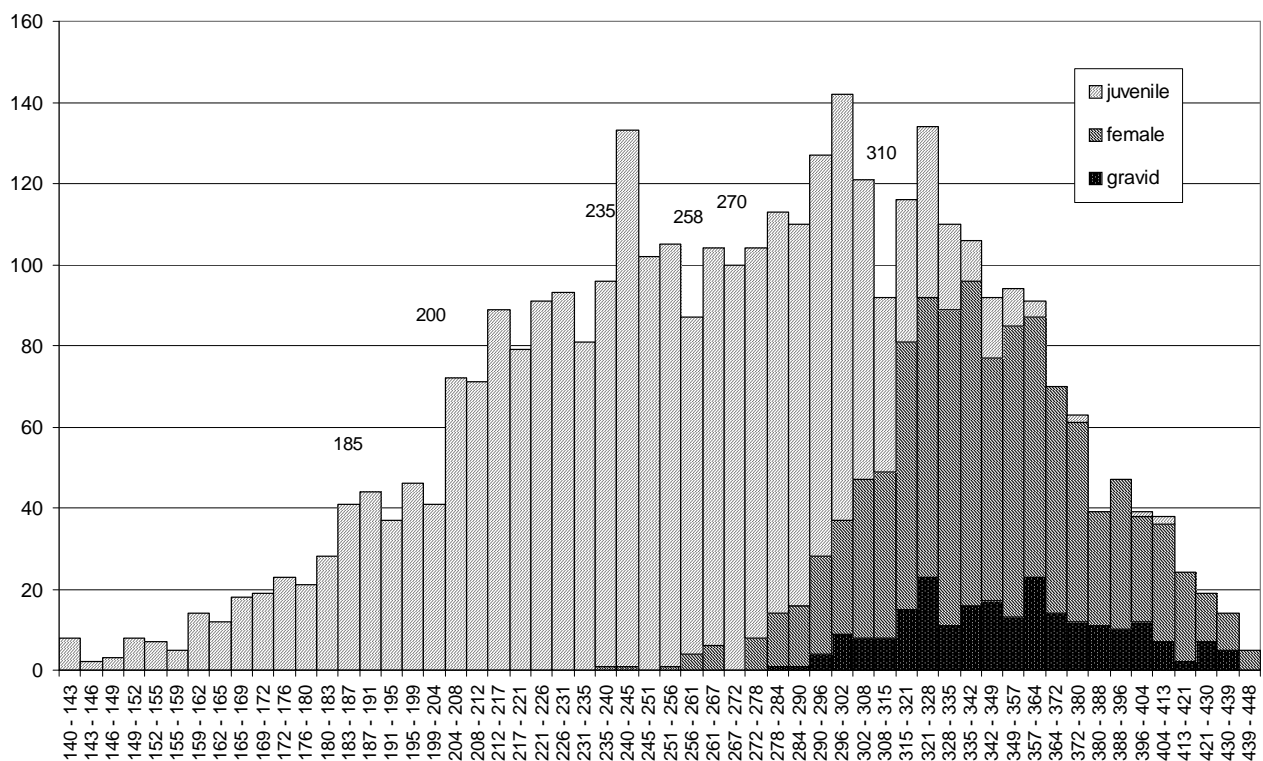
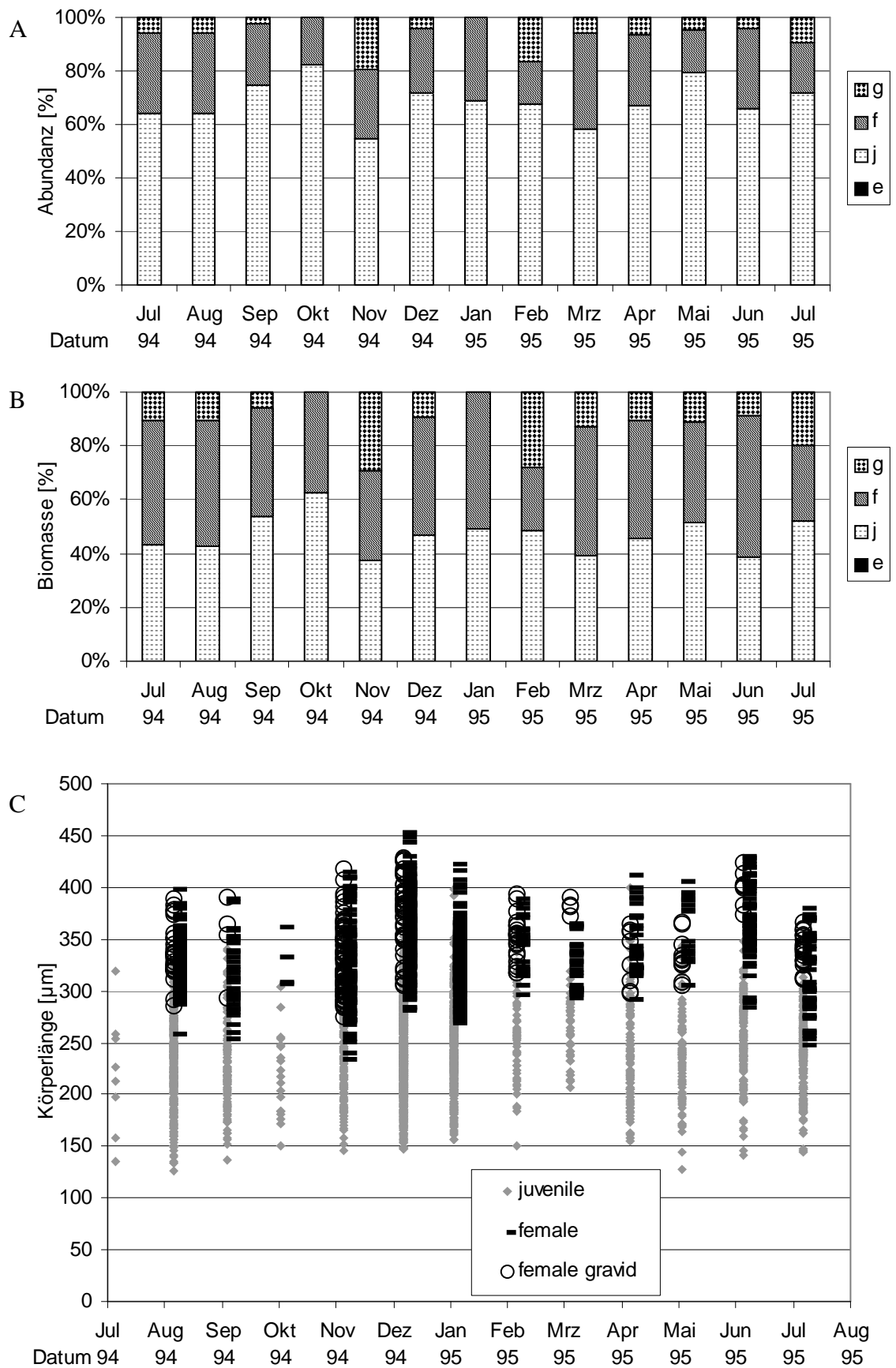


Abb. 38: *Eumonhystera breitenbachi* – Histogramm der Körperlängen (Gesamtpopulation).

Diskontinuitäten wurden bei 200 µm, 258 µm und 310 µm beobachtet. Die Ergebnisse lassen jedoch nicht sicher auf Stadiengrenzen schließen. Die allgemein vorhandenen vier juvenilen Stadien ließen auch eine weitere Diskontinuität erwarten, siehe jedoch Fußnote der vorherigen Seite.

Abb. 39: *Eumonhystra breitenbachi* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Interferenzen? Weitere Erklärungen siehe Text.

Weiterhin wurde versucht, anhand der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 39: Proben aus dem Mittellauf). Die sägezahnartigen Ergebnisse könnten als das Heranwachsen juveniler Kohorten interpretiert werden. Allerdings ist die Richtung oft anders als erwartet, eine einzelne Kohorte sollte anfangs am individuenstärksten sein und durch juvenile Mortalität im weiteren Verlauf zahlenmäßig abnehmen (Abb. 39 a). Tatsächlich ist die Richtung oft entgegengesetzt. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Eier bei freilebenden Nematoden über einen längeren Zeitraum abgelegt werden. Phänomene wie verzögerter Schlupf sind gleichfalls nicht auszuschließen. Vor allem jedoch ist die Art *E. breitenbachi* viel kleiner als z.B. die *Monhystera*-Arten und *Tobrilus*, bei denen die gleiche Analyse ähnliche Muster zeigte. Die prinzipielle Gültigkeit des von Vranken et al. 1986) dargestellten negativen Zusammenhanges zwischen Körpergröße und jährlicher Generationszahl voraussetzend, müssen für eine Art dieser Größe mehr als 10 Generationen pro Jahr erwartet werden. Die Probenahmeintervalle waren für die direkte Beobachtung so kurzer Generationsfolgen zu lang.

Das umfangreiche Material dieser Art erlaubte eine noch detaillierte Darstellung als Balkenhistogramme. In Abb. 40 wurden die Längenmessungen der Proben des Mittellaufes monatsweise dargestellt; Juvenile mit linksgerichteten Balken, Adulte mit rechtsgerichteten Balken. Wiederum wurden die Größenklassen multiplikatorisch definiert, also mit progressivem Inkrement. Auch bei dieser Darstellungsweise scheinen sich in manchen

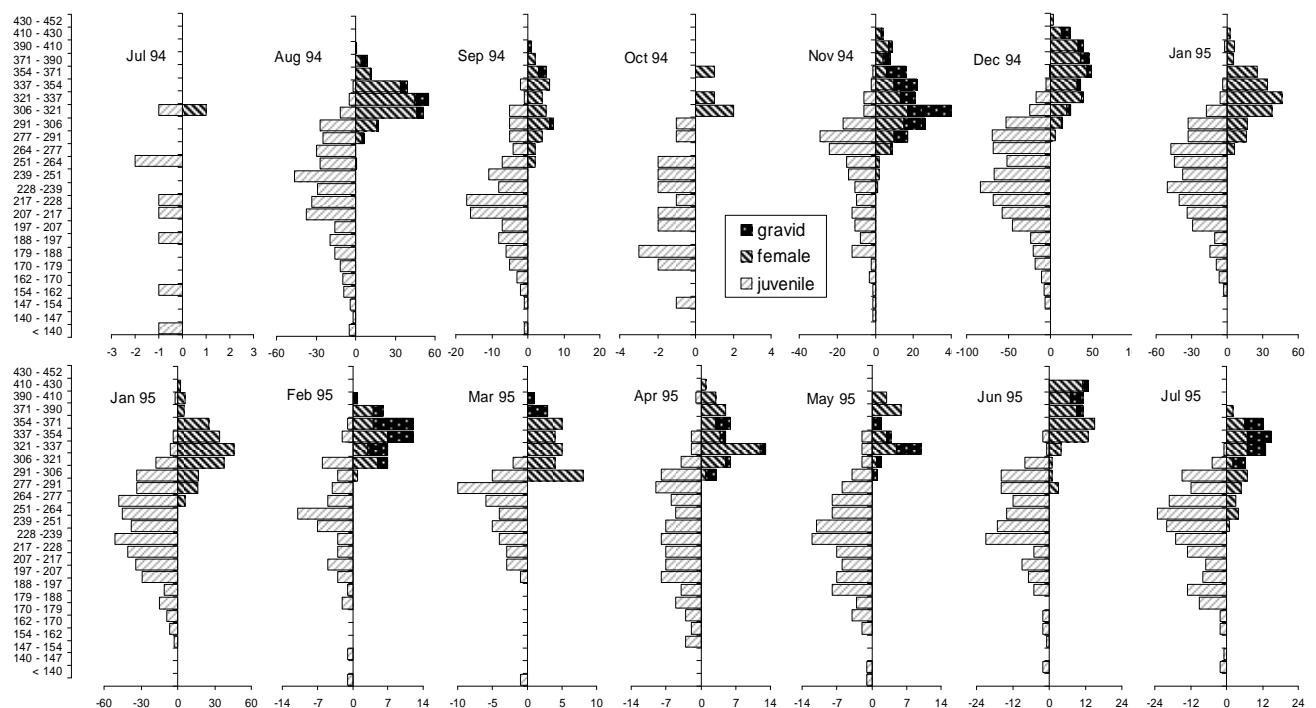


Abb. 40: *Eumonhystera breitenbachi* – Verteilung der Stadien im Jahreslauf (im Mittellauf)
Alle nach links gerichteten Balken bezeichnen Juvenile, die rechtsgerichteten Adulte.

Intervallen einzelne Kohorten erkennen zu lassen, deren generischer Zusammenhang jedoch unklar ist. Phänomene wie scheinbar kleiner werdende Kohorten legen nahe, dass hier nicht distinkte Kohorten beim Heranreifen verfolgt werden, sondern einander folgende und auseinander hervorgegangene Kohorten beobachtet werden, und dass die wandernden Maxima als Interferenzen zu interpretieren sind (siehe Diskussion, S. 355)

Die Ergebnisse werden dahingehend interpretiert, dass die Art vermutlich Generationszeiten aufwies, die etwa den Probenahmeintervallen entsprachen (oder einer Fraktion / einem Vielfachen des Intervalls). Von Monat zu Monat kleiner werdende Maxima deuten auf etwas längere Generationsfolgen als das Probenahmeintervall (z.B. November – Januar), von Monat zu Monat leicht ansteigende Maxima als in Vergleich zum Probenahmeintervall kürzere Generationsfolgen.

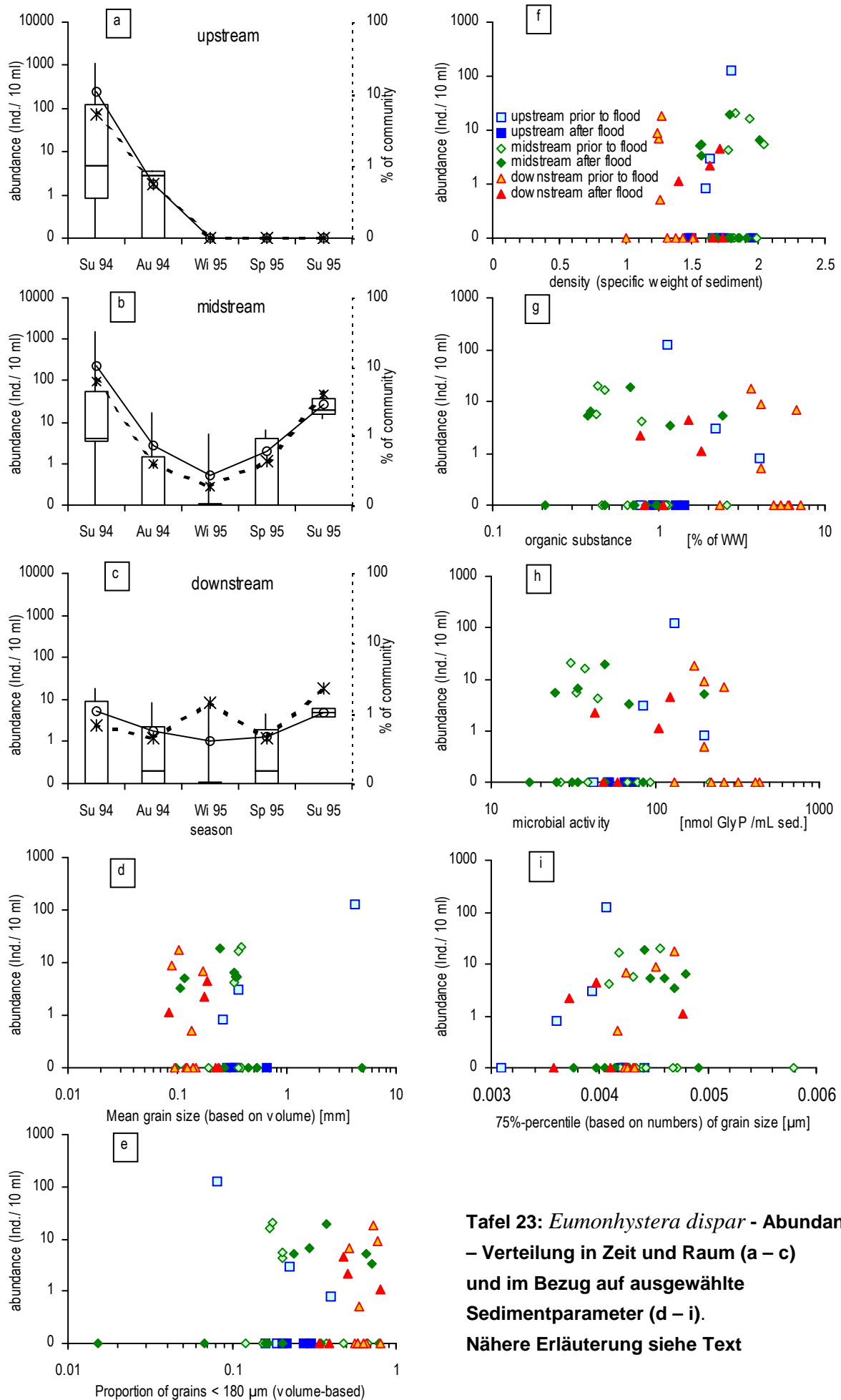
Adulte traten im Mittellauf an fast allen Monaten auf, ohne dass sich das Verhältnis zwischen Adulten und Juvenilen deutlich änderte. Auch dies weist auf kurze Generationsfolgen oder asynchrones Heranwachsen der Kohorten hin, jedenfalls auf Reproduktion zu allen Jahreszeiten.

6.2.5.23 *Eumonhystera dispar*

Etwa 14% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Eumonhystera* gehörten dieser Art an, womit sie eine Art mittlerer Häufigkeit war. 70% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 26% im Mittellauf und 4% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 23) variierten stark von Jahreszeit zu Jahreszeit und von Probe zu Probe. Das erhebliche Vorkommen in den Sommer- und Herbstproben des Oberlaufes erlosch im Winter vollständig, und bis zum nächsten Sommer wurde im Oberlauf kein einziges Individuum mehr gefunden. Im Mittellauf fielen die Abundanzen zum Winter um zwei Größenordnungen ab, stiegen zum folgenden Sommer jedoch wieder auf das Ausgangsniveau an. Im Unterlauf waren die Abundanzen generell niedriger und die Art fehlte in den Proben direkt nach dem Hochwasser.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 49 Individuen /10 ml gefunden, 44 Ind./10 ml im Mittellauf und 2,6 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 9,5%, 8,5% und 0,5% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 6,2% im Gesamtmittel. Die Art war in 41% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Ein gewisser Trend zu höheren Abundanzen in Sedimentproben gröberer Korngröße deutet sich an, aber vorwiegend durch eine einzelne grobkörnige Probe mit hoher Abundanz, die übrigen Werten lassen keinen Zusammenhang erkennen (Tafel 23 d und e).



Tafel 23: *Eumonhystera dispar* - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

Auch eine gewisse positive Korrelation zwischen Abundanzen und spezifischem Gewicht der Proben war festzustellen, (Tafel 23 f), weiterhin waren die mittleren Abundanzen etwas höher in Proben mit wenig organischer Substanz und geringerer mikrobieller Aktivität (Tafel 23 g) und h); allerdings übertraf die Streubreite selbst auf der logarithmischen Skala den Trend erheblich. Nullproben gab es über die ganze Spanne der meisten Parameter, nur nicht bei den Proben höchster spezifischer Dichte.

6.2.5.24 *Eumonhystera filiformis*

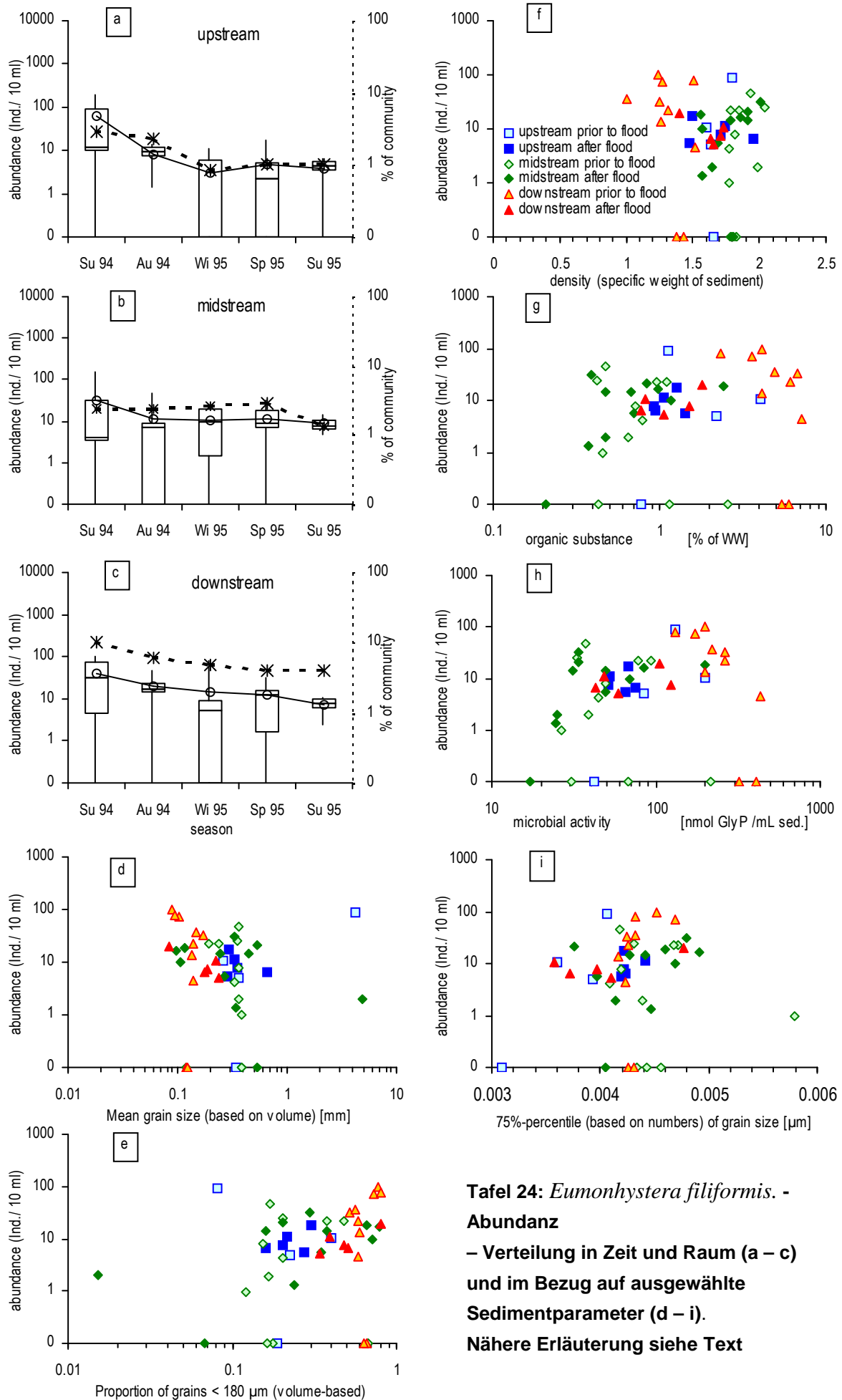
Etwa 4,4% aller bestimmbareren Individuen der Gattung *Eumonhystera* gehörten dieser Art an, womit sie eine Art mittlerer Häufigkeit war. 12% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 9% im Mittellauf und 80% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 24) variierten weniger als bei der letzten Art. Im Oberlauf wurden auch hier die höchsten Abundanzen in den Sommer- und Herbstproben gefunden, ohne jedoch später so stark abzufallen.

Im Mittellauf waren die Abundanzen weitgehend stabil, fielen auch nach dem Winterhochwasser kaum ab. Im Unterlauf waren die Abundanzen generell stabil; auch nach dem Hochwasser traten Adulte auf.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 7,5 Individuen /10 ml gefunden, 6,5 Ind./10 ml im Mittellauf und 25,3 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,2%, 1,1 und 8,0% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 2,9% im Gesamtmittel. Die Art war in 76% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Wie bereits nach der Verteilung der Art im Bach mit Schwerpunkt des Vorkommens im Unterlauf zu erwarten, wurden die höchsten Abundanzen in Proben hohen organischen Gehaltes beobachtet (Tafel 24 g und h). Nullproben gab es wiederum über die ganze Spanne der meisten Parameter.

Eumonhystera filiformis ist eine häufige und meist gut erkennbare Art, deren ökologische Amplitude sehr weit zu sein scheint.

Tafel 24: *Eumonhystera filiformis*. -

Abundanz

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte

Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.25 *Eumonhystera vulgaris*

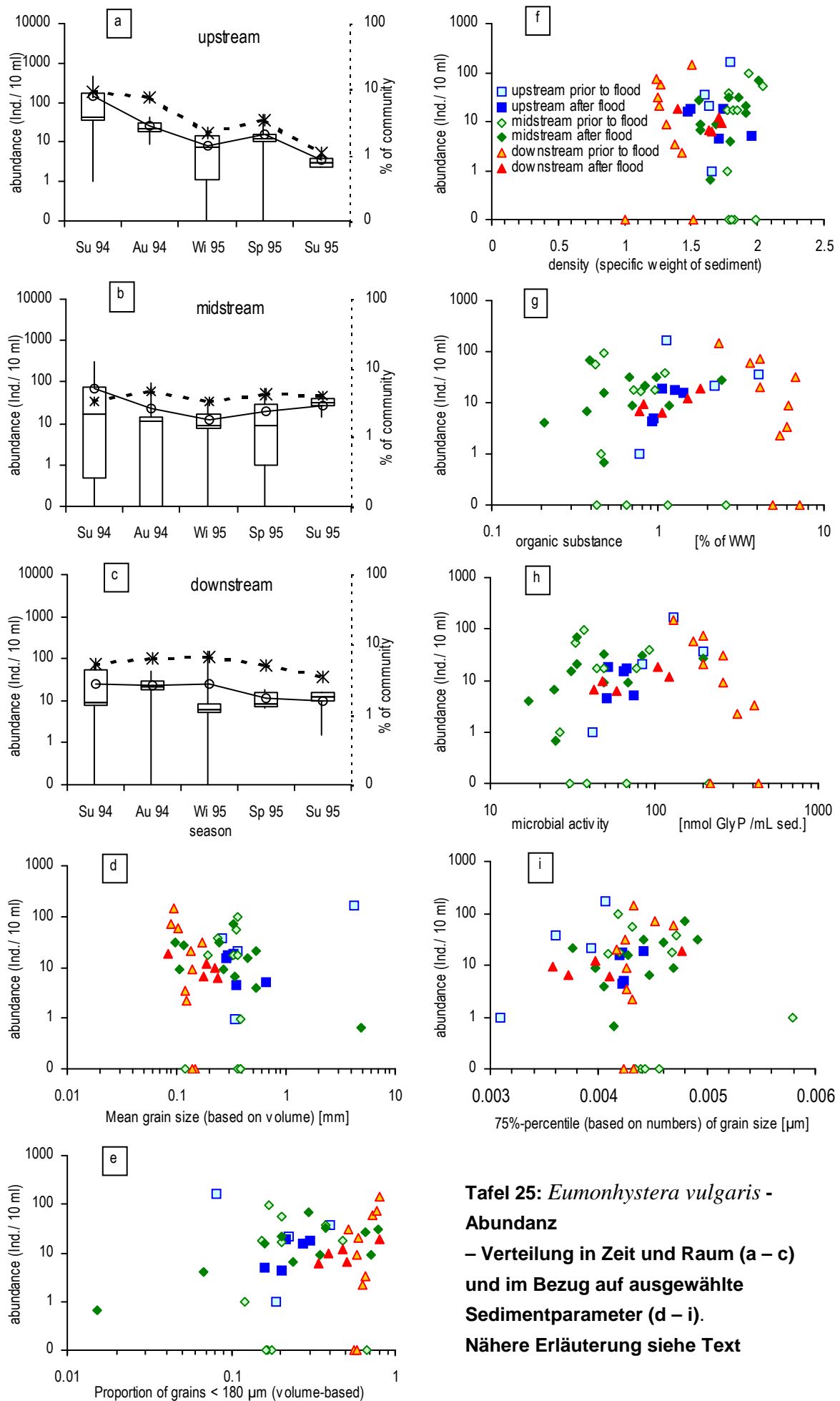
Etwa 11% aller bestimmbarer Individuen der Gattung *Eumonhystera* gehörten dieser Art an, womit sie eine Art mittlerer Häufigkeit war. 58% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 16% im Mittellauf und 25% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 25) variierten noch weniger als bei der letzten Art. Im Oberlauf wurden auch hier die höchsten Abundanzen in den Sommer- und Herbstproben gefunden und fielen im Untersuchungszeitraum um etwa eine Größenordnung ab. Im Mittellauf waren die Abundanzen weitgehend stabil, fielen auch nach dem Winterhochwasser kaum ab. Im Unterlauf waren die Abundanzen generell ebenfalls stabil, mit etwas geringeren Abundanzen im Winter, jedoch keinem deutlichen Abfall nach dem Hochwasser.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 63,6 Individuen /10 ml gefunden, 20,0 Ind./10 ml im Mittellauf und 14,0 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 9,9%, 3,4% und 4,4% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, ca. 5,7% im Gesamtmittel. Die Art war in 83% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren auch bei *E. vulgaris* nicht erkennbar. Wie bei *E. breitenbachi* gab es einen Bereich mittleren organischen Gehaltes und mikrobieller Aktivität, bei dem generell höhere Abundanzen auftraten (Tafel 25 g und h). Nullproben gab es wiederum über die ganze Spanne der meisten Parameter.

Auch *Eumonhystera vulgaris* ist eine häufige Art weiter ökologische Amplitude, die allerdings weniger gut bestimmbar ist. Es könnte sich jedoch auch um einen Artenkomplex handeln (Traunspurger, pers. Mittlg.).

Weiterhin wurde auch bei dieser Art versucht, anhand der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 41: Proben aus dem Mittellauf). Individuen unter 300 µm Körperlänge wurden keiner Art zugeordnet, es wird also nur ein Teil der Juvenilen hier dargestellt, was besonders in Abb. 41 c augenfällig ist. Auch hier sind heranwachsende juvenile Kohorten mehr oder weniger deutlich erkennbar. In Verbindung mit dem gehäufteten Auftreten adulter bzw. gravider Weibchen in Intervallen von 3 - 4 Monaten lässt dies den Schluss zu, dass im Mittellauf des Breitenbaches vermutlich etwa drei Generationen pro Jahr heranreifen.



Tafel 25: *Eumonhystera vulgaris* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c) und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

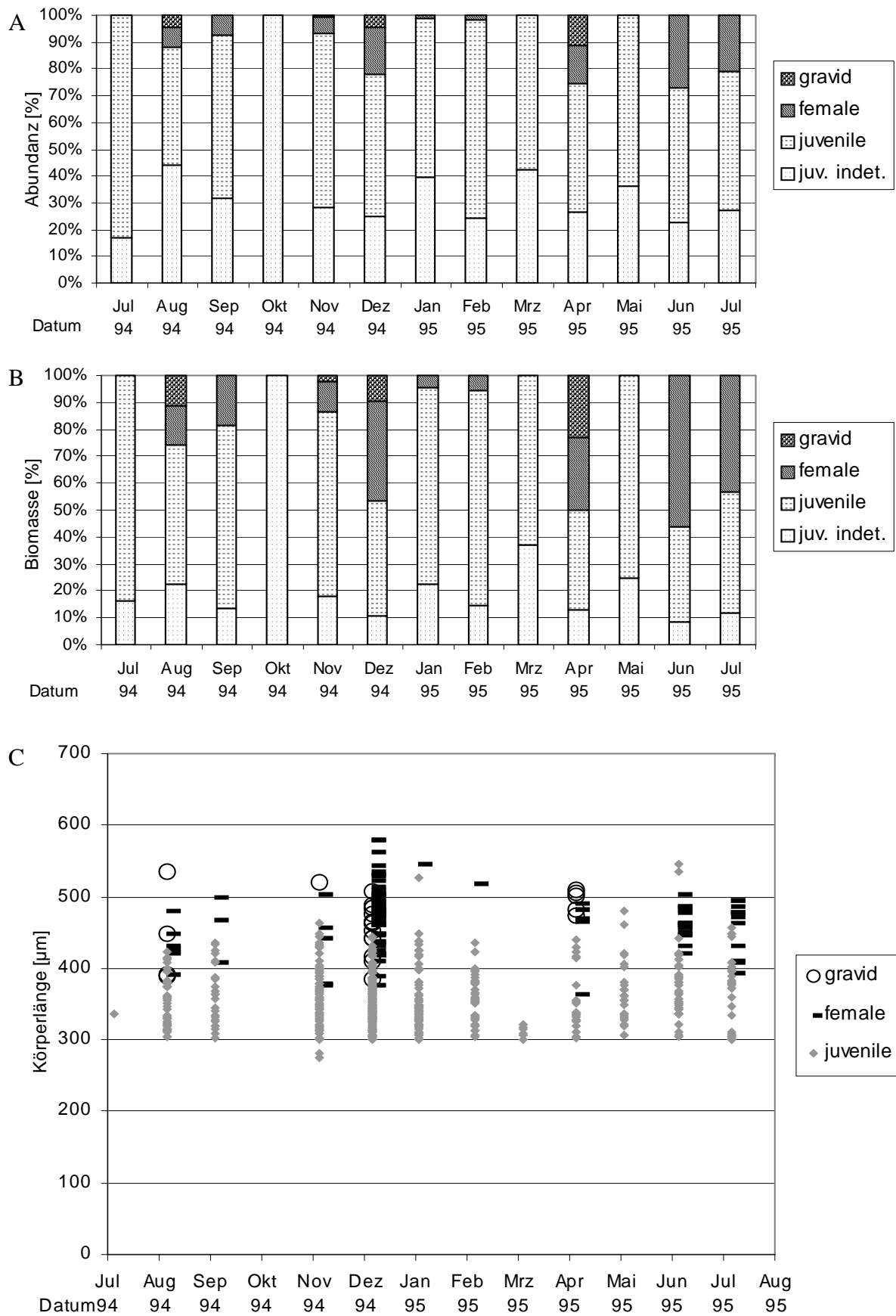


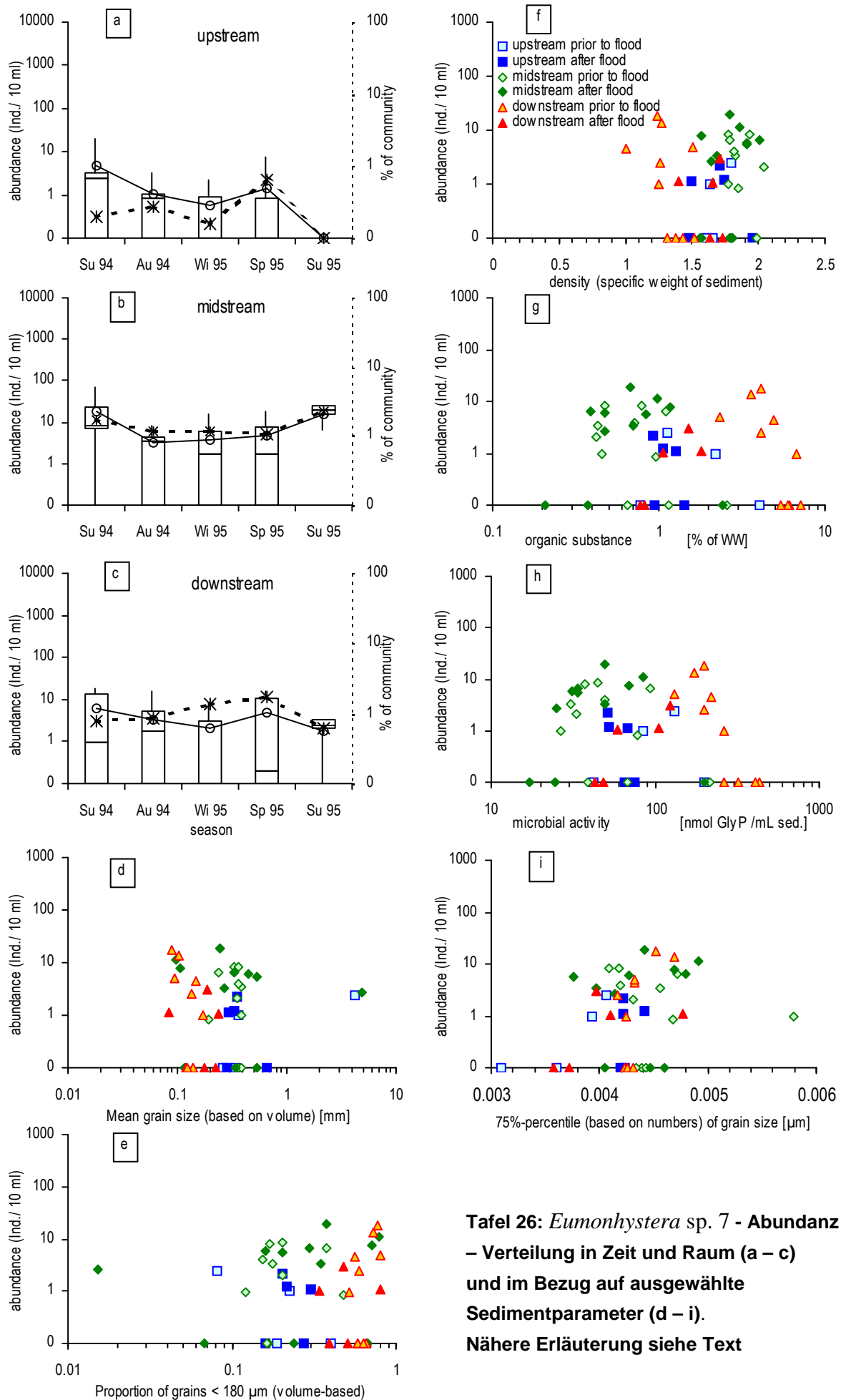
Abb. 41: *Eumonhystra vulgaris* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf
 A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

6.2.5.26 *Eumonhystera* sp. 7

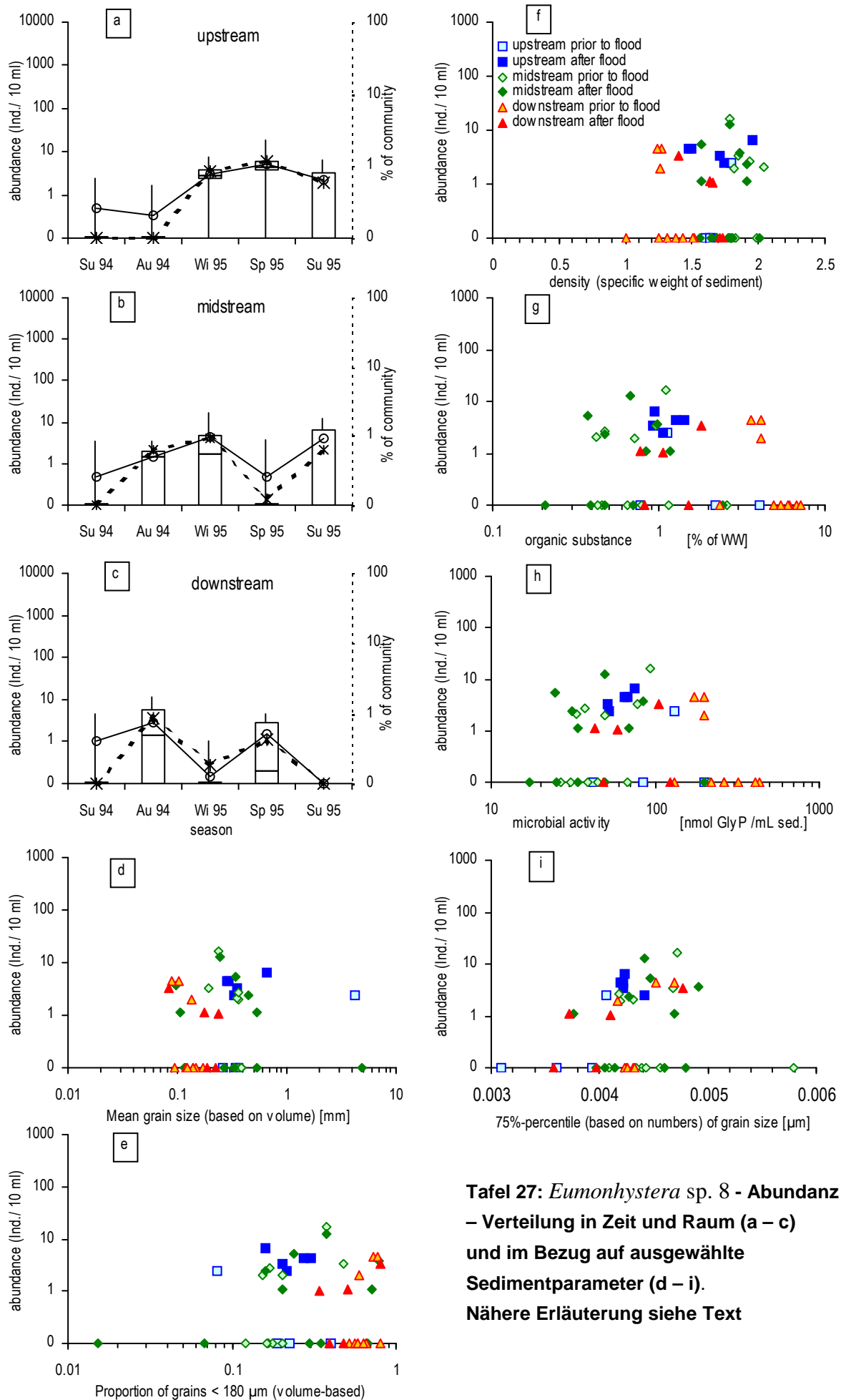
Etwa 5,3% aller bestimmbaren Individuen der Gattung *Eumonhystera* gehörten dieser Art an, womit sie eine Art mittlerer Häufigkeit war. 11% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 41% im Mittellauf und 48% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 26) variierten weniger als bei der letzten Art. Im Ober- und Mittellauf wurden die höchsten Abundanzen in den Sommerproben 1994 gefunden, in Mittellauf auch im Sommer 1995, während die Oberlauf-Proben des Sommer 1995 ohne Nachweis Adulter dieser Art blieben. Im Unterlauf waren die Abundanzen generell stabil; allerdings wieder mit einem deutlichen Einbruch direkt nach dem Hochwasser, der jedoch bei der größeren zeitlichen Auflösung auf der Tafel nicht erkennbar ist.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 6 Individuen /10 ml gefunden, 27 Ind./10 ml im Mittellauf und 14 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,0%, 4,6% und 4,4% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 3,4% im Gesamtmittel. Die Art war in 55% aller Proben vertreten.

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Die mittleren Abundanzen im Oberlauf waren am niedrigsten, obwohl die Oberlaufproben hinsichtlich ihrer Hauptsedimentcharakteristika (Korngröße, organischer Gehalt – mikrobielle Aktivität) eher intermediär lagen. Das Verteilungsmuster der Art ist anhand der gemessenen Sedimentcharakteristika nicht erklärbar. (Tafel 26 d - i). Nullproben gab es wiederum über die ganze Spanne der meisten Parameter.



Tafel 26: *Eumonhystera* sp. 7 - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text



Tafel 27: *Eumonhystera* sp. 8 - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.27 *Eumonhystera* sp. 8

Als letzte Art der Gattung *Eumonhystera* sei hier *E. sp. 8* behandelt. Etwa 2,5% aller bestimmbareren *Eumonhystera*-Individuen gehörten dieser Art an, womit sie zu den selteneren Arten gehörte. 33% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 24% im Mittellauf und 42% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 27) variierten stark und es gab viele Nullproben. Im Oberlauf war die Art im Sommer und Herbst 1994 selten, trat dagegen mit höchster Abundanz und Stetigkeit im Winter und Frühjahr 1995 auf, in Mittel- und Unterlauf waren die Abundanzen generell variabel. Während die Proben des Mittellaufes nach dem Hochwasser ähnliche Individuenzahlen aufwiesen wie die vor dem Hochwasser, war im Unterlauf ein deutlicher Einbruch nach dem Hochwasser zu erkennen.

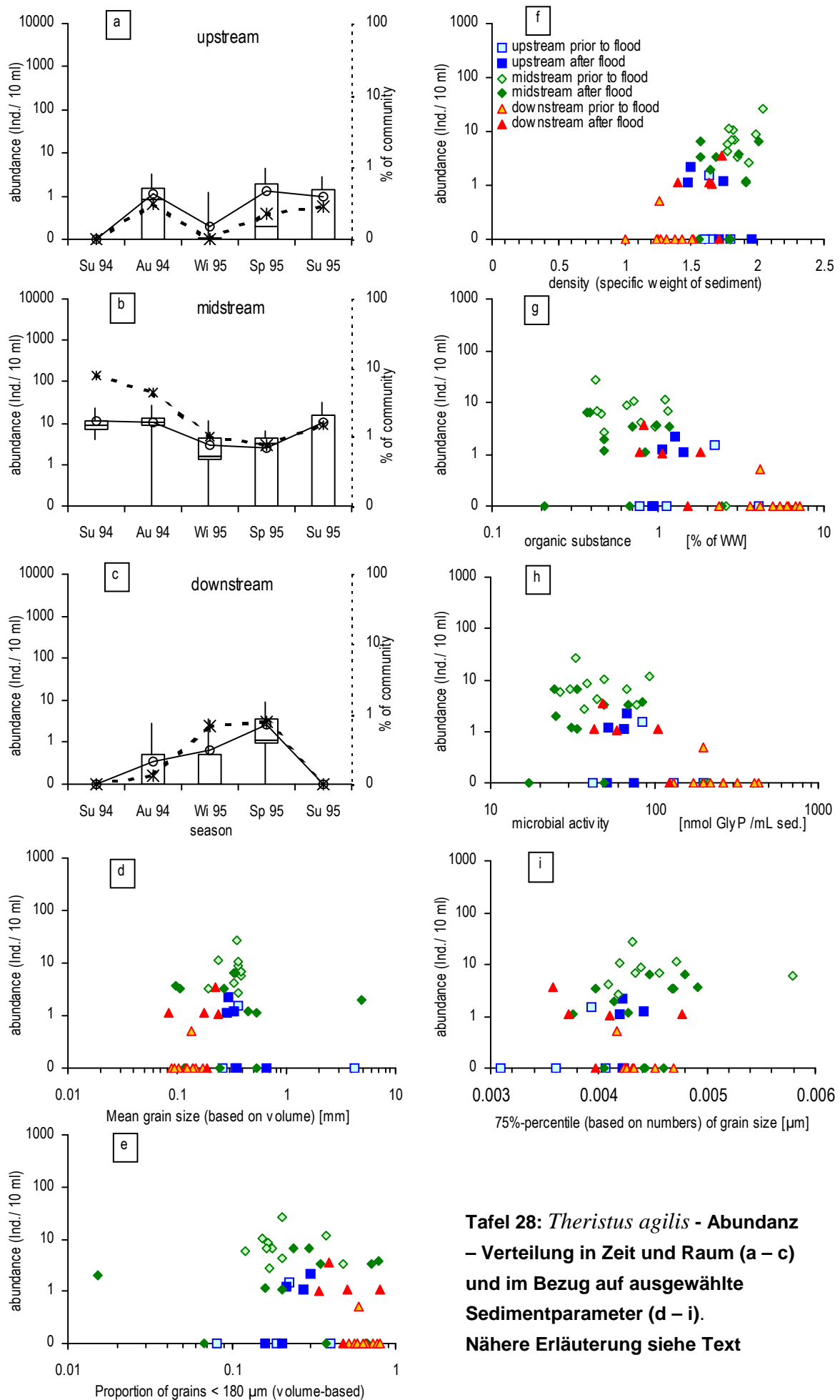
Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 8,9 Individuen /10 ml gefunden, 7,3 Ind./10 ml im Mittellauf und 5,8 Ind./10 ml im Unterlauf (Juvenile anteilig mitgerechnet), was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 1,4%, 1,3% und 1,8% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, ca. 1,44% im Gesamtmittel. Die Art war in 41% aller Proben vertreten.

Zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen bestand keinerlei Zusammenhang (Tafel 27 d – i). Nullproben gab es über die ganze Spanne aller Parameter.

6.2.5.28 *Theristus agilis*

Diese Art einer im allgemeinen marinen Gattung wird regelmäßig in limnischen Proben gefunden (Bongers 1988, Holovachov & De Ley 2006) und da auch nur diese eine Art sicher nachgewiesen werden konnte, wurden alle unbestimmten Juvenile der Art zugeschlagen. 9% aller Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 85% im Mittellauf und 6% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 28 a - c). zeigten keinen einheitlichen Trend. Im Oberlauf fehlte die Art im Sommer 1994 und Winter 1995 praktisch vollständig, im Mittellauf war die Art relativ häufig und stetig im Sommer und Herbst 1994, fiel im Winter 1995 um die Zeit des Hochwassers ab und erholte sich bis zum Ende des Probenzeitraumes nur teilweise. Im Gegensatz dazu wurden im Unterlauf nennenswerte Vorkommen nur im Frühjahr 1995 beobachtet.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 0,7 Individuen /10 ml gefunden, 6,9 Ind./10 ml im Mittellauf und 0,5 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 0,14%, 1,35% und 0,10% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,53% im Gesamtmittel. Die Art war in 45% aller Proben vertreten.



Tafel 28: *Theristus agilis* - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Höhere Abundanzen traten in grobkörnigeren Proben hoher spezifischer Dichte auf (Tafel 28 d, e und f), was mit geringerem Gehalt organischer Substanz und niedriger mikrobieller Aktivität korreliert war (Tafel 28 g und h). Nullproben gab es wiederum über die ganze Spanne der meisten Parameter.

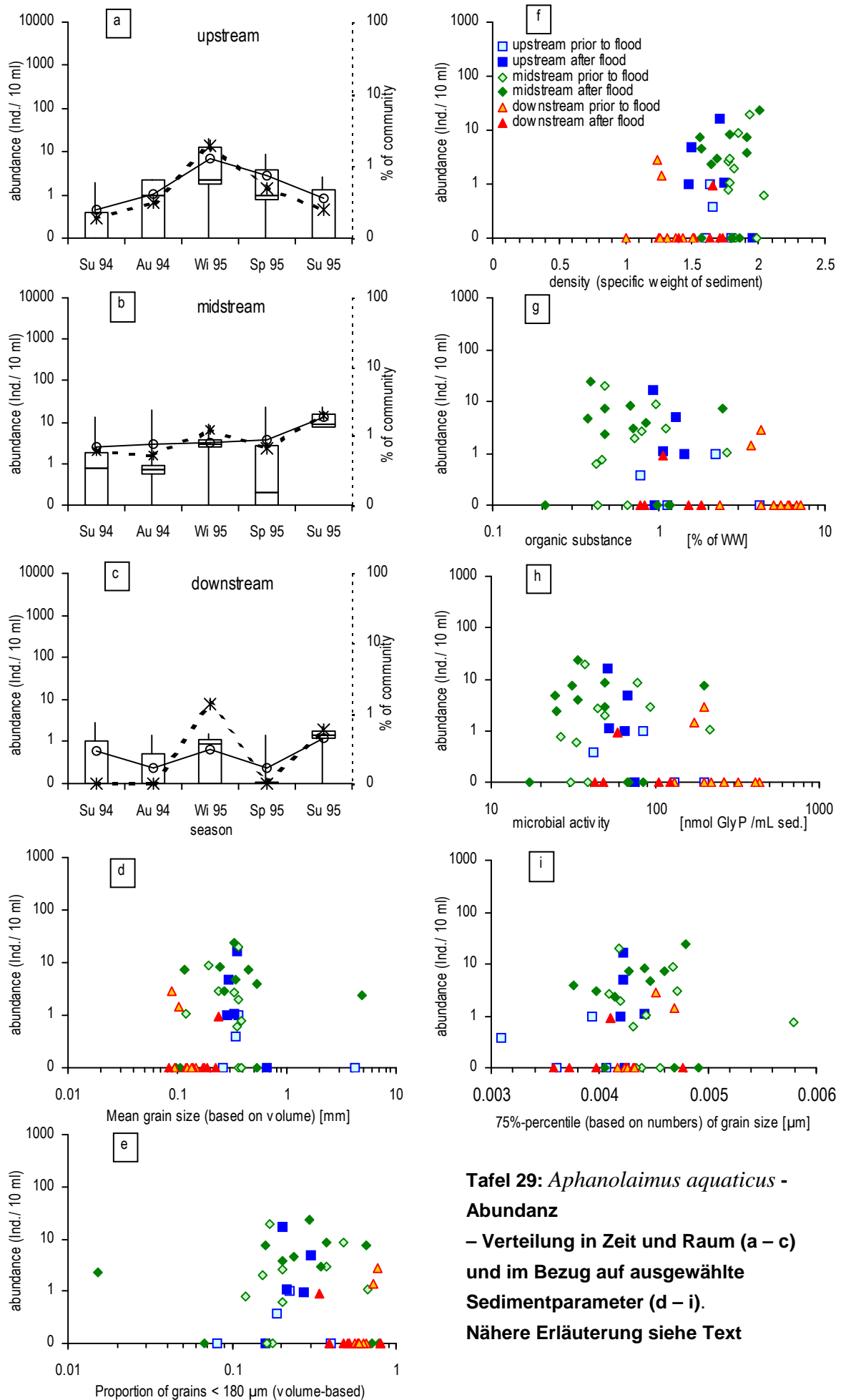
6.2.5.29 *Aphanolaimus aquaticus*

Die Gattung *Aphanolaimus* trat mit zwei Arten (*A. attentus* und *A. aquaticus*) auf, von denen letztere 95 % der Adulten ausmachte. Juvenile konnten nur teilweise und mit Unsicherheiten zugeordnet werden und werden alle bei der häufigeren Art mit dargestellt (Tafel 29 a - c). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden, allerdings mit einer deutlichen Häufung im Juni und Juli 1995. Im Oberlauf traten 38% aller Individuen auf, 55% im Mittellauf und 6% im Unterlauf. Im Oberlauf war ein auffälliger Anstieg der Anzahlen zum Winter mit anschließendem Rückgang zu beobachten. Im Mittellauf war generell ein ansteigender Trend im Untersuchungszeitraum zu beobachten, mit niedrigeren Vorkommen im Frühjahr und Herbst. Im Unterlauf waren die Abundanzen gering, mit Spitzen im Winter und Sommer 1995.

A. aquaticus trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 2,7 Individuen /10 ml auf, mit 3,9 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 0,5 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 0,54%, 0,77% und 0,09% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,46% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Die Gattung war in 54% aller Proben vertreten.

Es bestanden nur schwache Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen der Familie (Tafel 29 d - i). Ein Trend zu höheren Abundanzen in gröberen Sedimenten und solchen höherer Dichte (was miteinander kreuzkorreliert ist) war zu erkennen.

Die Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf zeigte bei dieser Art ein deutliches Muster (Abb. 42: Proben aus dem Mittellauf). Weibchen traten überwiegend im Frühjahr und Sommer auf, wobei einzelne adulte Individuen auch zu anderen Jahreszeiten auftraten (Abb. 42 a) und aufgrund ihrer Größe erheblich zur Biomasse beitrugen (Abb. 42 b). Im Körpergrößendiagramm Abb. 42 c) sind Häufungen Juveniler bestimmter Größen erkennbar, die als Sequenzen heranwachsender Kohorten interpretierbar sind (z.B. Nov. 1994 - Jan. 1995 oder März 1995 - Juli 1995). Auffällige Diskontinuitäten sind die Proben des September 1994 und des Februar 1995, letztere sind mit einem Hochwasserereignis in Beziehung zu setzen. Die Größenverteilung in der Februarprobe wird so interpretiert, dass Individuen verschiedener Herkunft durch Sedimentumlagerungen oder Verdriftung zusammengetragen worden waren. Bereits im nächsten Monat war jedoch nur noch eine Kohorte kleiner Juveniler zu erkennen, deren Heranwachsen in den Folgemonaten verfolgt werden konnte. Die individuenstarken Kohorten, die von Nov. 1994 bis Jan. 1995 verfolgt werden konnten, waren dagegen nach dem Hochwasser verschwunden.



Tafel 29: *Aphanolaimus aquaticus* - Abundanz

– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

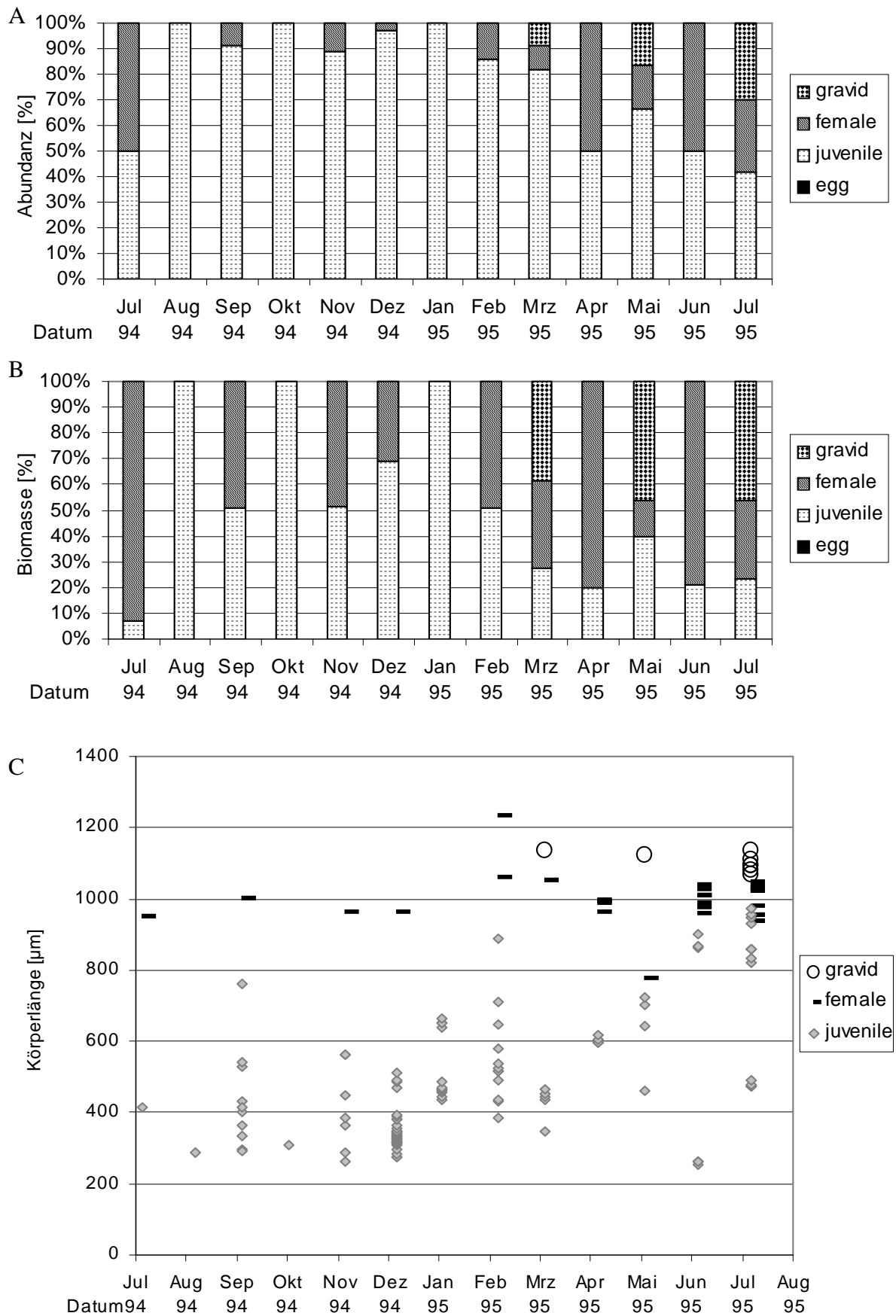


Abb. 42: *Aphanolaimus aquaticus* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf
 A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit von *A. aquaticus* lässt auf etwa zwei Generationen pro Jahr schließen, was weniger als die Abschätzung mittels auf den Breitenbach angepasster Vranken'scher Formel ist, nach der eine Art dieser Größe auf 4,2 Generationen pro Jahr kommen sollte.

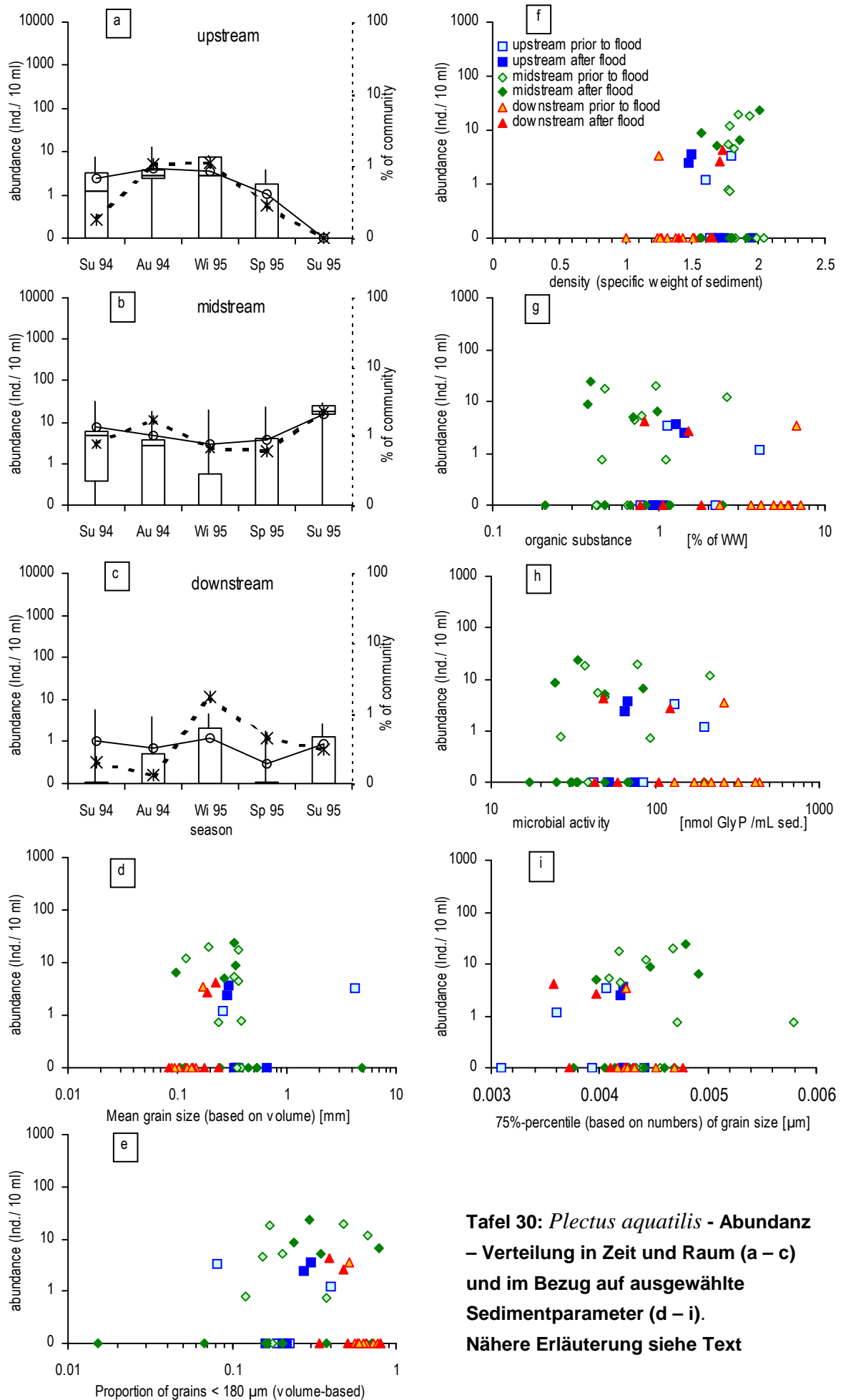
In die Produktionsberechnungen ist die Art noch mit 4,2 Generationen eingegangen, da die Analyse der jahreszeitlichen Verteilung der Körpergrößen bei dieser Art erst durchgeführt wurde, als die Produktionsberechnungen bereits abgeschlossen waren und nicht wiederholt werden konnten. *Aphanolaimus aquaticus* gilt als limnische Art und wurde in eher unbelasteten Bachstrecken gefunden (Bongers 1988, Arens 1993, Overhoff 1994b, Overhoff 1995, Holovachov & De Ley 2006).

6.2.5.30 *Plectus aquatilis*

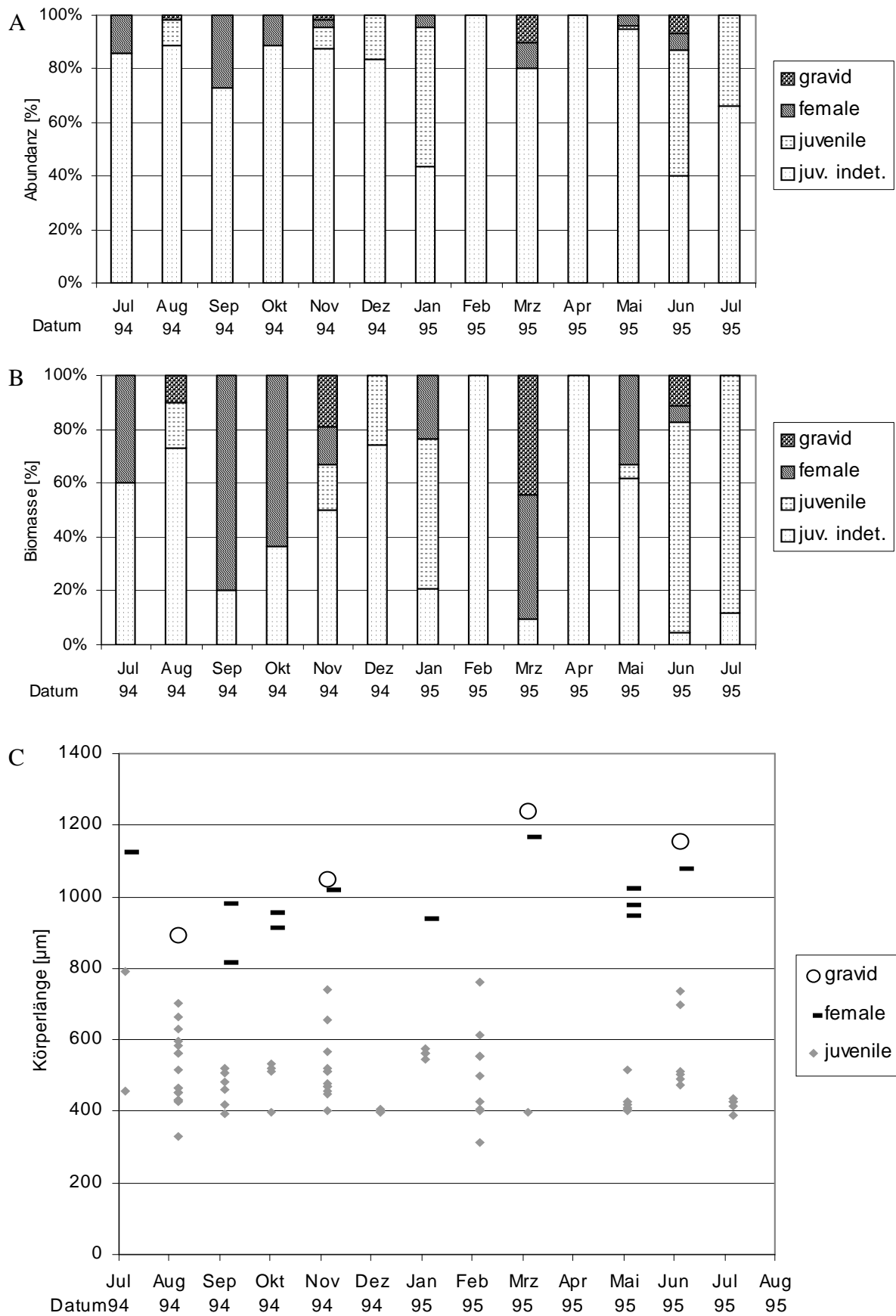
Diese in limnischen Sedimenten häufig zu findende Art (z.B. Bongers 1988, Holovachov & De Ley 2006) hatte im Breitenbach keine herausragende Bedeutung. 27% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 63% im Mittellauf und 9% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 30 a - c). zeigten hohe Variabilität. Im Oberlauf wurden vom Sommer 1994 bis Winter 1995 nennenswerte Abundanzen Adulter nachgewiesen, während diese im Sommer 1995 vollständig fehlten (ebenso bei der folgenden Art). Im Mittellauf war die Art relativ häufig und stetig im Sommer und Herbst 1994, fiel im Winter 1995 um die Zeit des Hochwassers ab, und wies die höchsten Abundanzen jedoch im Sommer 1995 auf. Im Gegensatz dazu waren die Individuenzahlen im Unterlauf generell gering, am häufigsten war *P. aquatilis* noch im Winter, insbesondere bezogen auf den Anteil an der Gesamtlebensgemeinschaft, siehe auch folgende Art.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 2,9 Individuen /10 ml gefunden, 6,7 Ind./10 ml im Mittellauf und 1,7 Ind./10 ml im Unterlauf (Juvenile anteilig mit berücksichtigt), was Anteilen von 0,6%, 1,3% und 0,3% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,76% im Gesamtmittel. Adulte der Art waren in 40% aller Proben vertreten (Juvenile dagegen in 69% aller Proben).

Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar (Tafel 30 d - i); in der Tendenz ähnelte die Verteilung der von *Theristus agilis*, siehe dort.



Tafel 30: *Plectus aquatilis* - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Abb. 43: *Plectus aquatilis* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

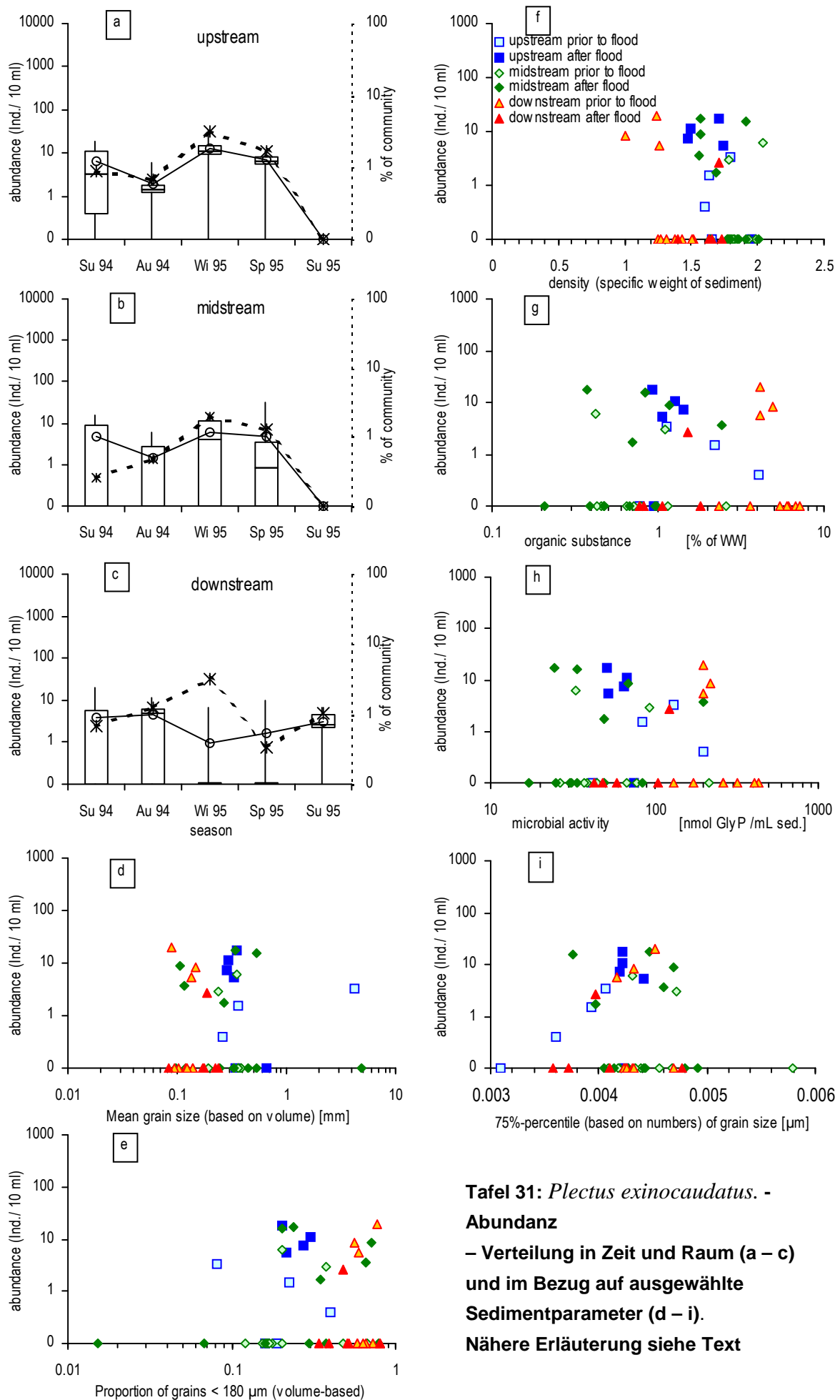
Weiterhin wurde auch bei dieser Art versucht, anhand der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 41: Proben aus dem Mittellauf). Individuen unter 400 µm Körperlänge wurden keiner Art zugeordnet, es wird also wiederum nur ein Teil der Juvenilen hier dargestellt, was besonders in Abb. 41 c augenfällig ist. Die Daten sind weiterhin sehr vorsichtig zu interpretieren vor dem Hintergrund, dass im Mittellauf insgesamt nur 16 Adulte, davon 4 gravide, erfasst wurden.

Auch hier sind heranwachsende juvenile Kohorten mehr oder weniger deutlich erkennbar. In Verbindung mit dem Auftreten adulter bzw. gravider Weibchen in Intervallen von 3 - 4 Monaten lässt dies den Schluss zu, dass auch *P. aquatilis* im Mittellauf des Breitenbaches vermutlich etwa drei Generationen pro Jahr hervorbrachte.

6.2.5.31 *Plectus exinocaudatus*

Diese Art gehört nicht zu den typischerweise in aquatischen Habitaten zu findenden Vertretern des Genus (Bongers 1988, Holovachov & De Ley 2006), war im Breitenbach jedoch häufiger als die zuvor behandelte aquatische Art. 45% aller adulten Individuen dieser Art wurden im Oberlauf gefunden, 32% im Mittellauf und 23% im Unterlauf. Die Abundanzen (Tafel 31 a - c). zeigten hohe Variabilität. Im Oberlauf wurden Adulte vom Sommer 1994 bis Frühjahr 1995 in nennenswerten Abundanzen nachgewiesen, während die Art dort im Sommer 1995 vollständig fehlte. Im Mittellauf war eine ähnliche zeitliche Verteilung auf niedrigerem Niveau und bei geringerer Stetigkeit zu konstatieren. Im Unterlauf fielen die Abundanzen im Winter 1995 zur Zeit des Hochwassers um etwa eine Größenordnung ab, da andere häufigere Arten jedoch noch deutlichere Einbrüche durchmachten, stieg die relative Bedeutung der Art nach dem Hochwasser kurzfristig stark an. Dies könnte als Indiz dafür gewertet werden, dass die Art vermutlich den Schwerpunkt ihrer Verbreitung eher in ufernahen Böden als im Bach selbst hatte und daher durch die hochwasserbedingten Erosion nicht nur Individuen ausgetragen, sondern auch wieder in das Habitat eingespült wurden. Dies würde dann allerdings auch für die vorige Art, *P. aquatilis* gelten, deren relativer Anteil an der Nematodengemeinschaft im Winter 1995 ebenfalls kurzfristig zunahm.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 4,9 Individuen /10 ml gefunden, 3,5 Ind./10 ml im Mittellauf und 3,7 Ind./10 ml im Unterlauf (Juvenile anteilig mit berücksichtigt), was Anteilen von 1,2%, 0,8% und 0,8% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,86% im Gesamtmittel. Adulte der Art waren in 50% aller Proben vertreten (Juvenile dagegen in 69% aller Proben).

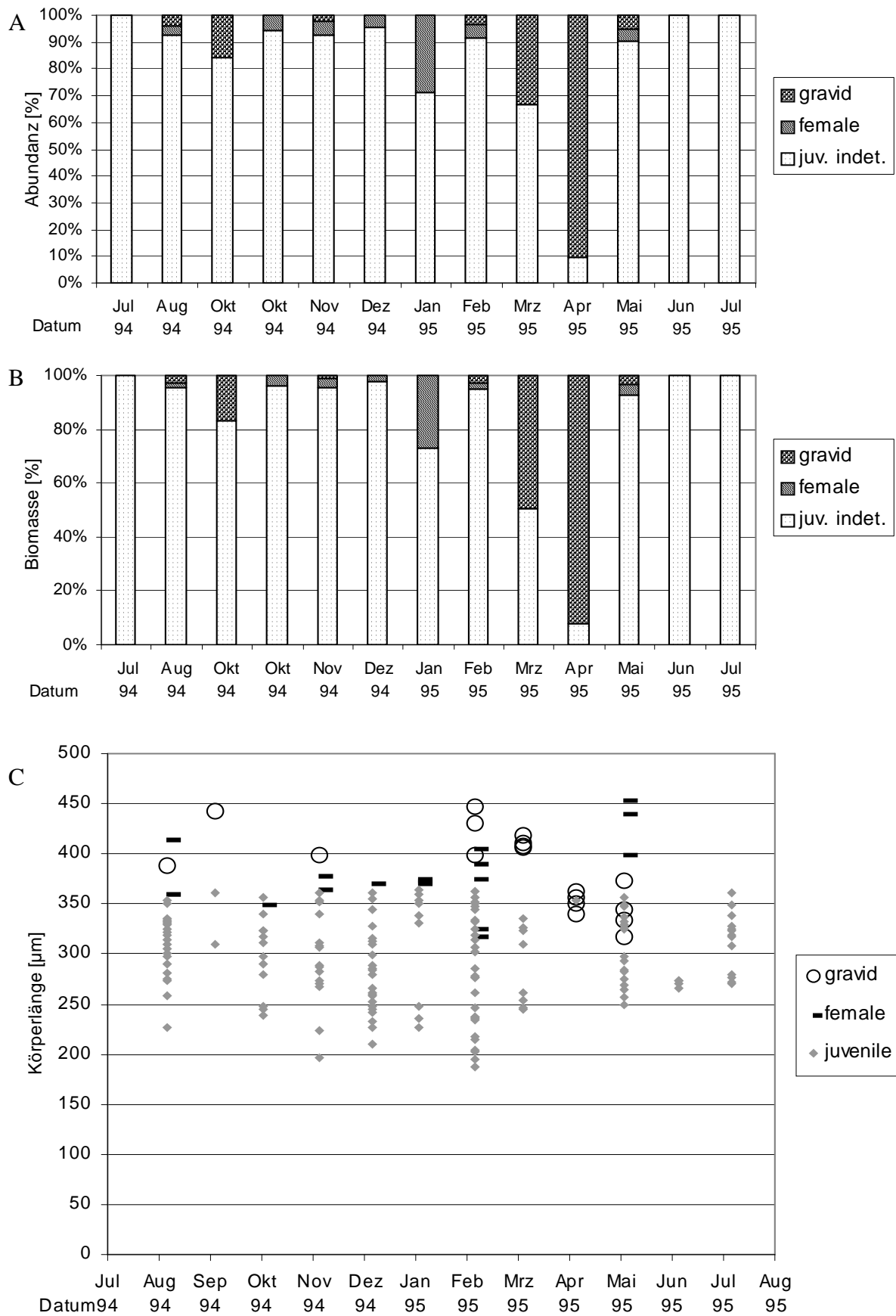
Tafel 31: *Plectus exinocaudatus*. -

Abundanz

- Verteilung in Zeit und Raum (a – c)

und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).

Nähere Erläuterung siehe Text

Abb. 44: *Plectus exinocaudatus* - Verteilung der Lebensstadien im Jahreslauf

A: Abundanzen, B: Biomasse, C: Individuelle Größe. Weitere Erklärungen siehe Text.

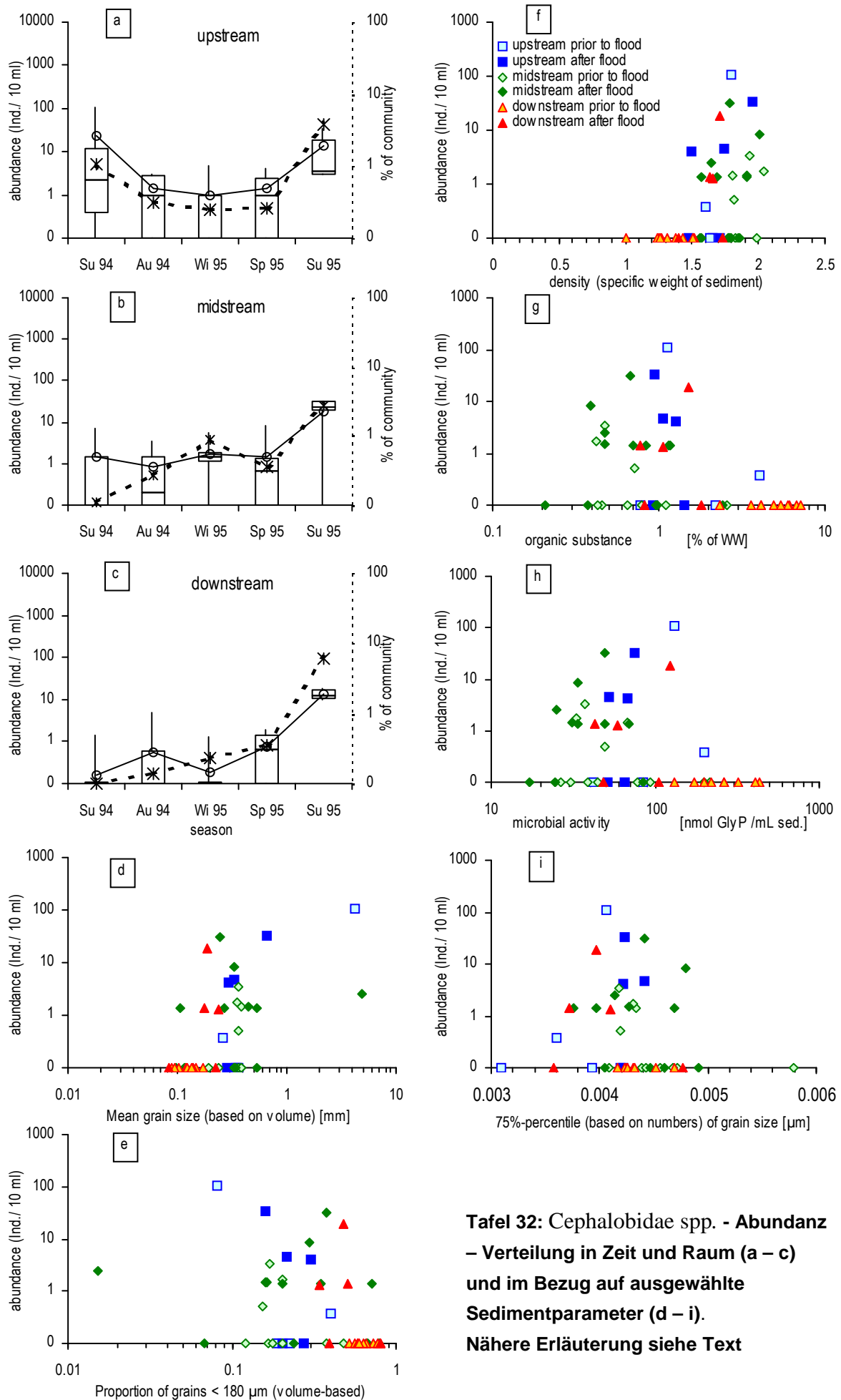
Deutliche Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen waren nicht erkennbar. Im Ober- und Mittellauf wurden höhere Abundanzen in Proben mit niedrigen Gehalten organischer Substanz und geringer mikrobieller Aktivität beobachtet allerdings gab es im Unterlauf drei Proben, bei denen trotz hoher organischer Substanz und mikrobieller Aktivität höhere Besiedlungsdichten beobachtet wurden (Tafel 31 g) und h). Dieses Verteilungsmuster ist anhand der erfassten Sedimentparameter nicht zu erklären.

Weiterhin wurde auch bei dieser Art versucht, mithilfe der Anteile verschiedener Stadien bzw. Größen im Jahreslauf auf die Zahl der Generationen zu schließen (Abb. 44: Proben aus dem Mittellauf). Individuen über 370 µm Körperlänge wurden der größeren Art *P. aquatilis* zugeordnet, bei den größeren der dargestellten Juvenilen handelt es sich um ein Gemisch der beiden abundanten *Plectus*-Arten. Vor dem Hintergrund, dass die Abundanzen stark schwankten (nur je drei Individuen im September 94 und März 1995 in den Proben des Mittellaufes), sind die Abb. 44 a) und b) nur unter Berücksichtigung der Individuenzahlen (erkennbar im Körpergrößendiagramm Abb. 44 c) interpretierbar. Es sind Häufungen Juveniler bestimmter Größen erkennbar, allerdings nicht als Sequenzen heranwachsender Kohorten, eher scheinen Sequenzen von Monat zu Monat kleinerer Kohorten auf Interferenzen hinzuweisen. Adulte kamen zu allen Jahreszeiten vor, Einzelfunde im September und November 1994, größere Dichten im Januar - März und Mai - Juli 1995. Es ist daher davon auszugehen, dass *P. exinocaudatus* im Breitenbach (oder in den benachbarten Uferhabitaten) mehr als die bei monatlichem Besammlungsintervall erkennbaren 3-4 Generationen pro Jahr hervorgebracht hat. Nähere Angaben sind nicht möglich.

6.2.5.32 Cephalobidae spp.

Bei dieser Familie lohnt nur eine summarische Darstellung. Adulte der Gattungen *Cephalobus*, *Eucephalobus*, *Heterocephalobus* und *Acrobeloides* wurden nachgewiesen, davon nur *Heterocephalobus* mit über 10 adulten Individuen, deren Artzugehörigkeit allerdings unsicher blieb. Die meisten Individuen - der Grossteil juvenile - konnten ohnehin nicht weiter bestimmt werden. Auch diese Familie hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 64% aller Individuen auftraten, 23% im Mittellauf und 12% im Unterlauf. Im Oberlauf wurde die Familie regelmäßig angetroffen mit höchsten Abundanzen am Anfang und am Ende des Untersuchungszeitraumes, aber keinen Auffälligkeiten bezüglich des Hochwasserereignisses. Im Mittel- und Unterlauf wurden die höchsten Abundanzen im Sommer 1995 beobachtet.

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 7,3 Individuen /10 ml gefunden, 2,7 Ind./10 ml im Mittellauf und 1,4 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,43%, 0,52% und 0,28% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, ca. 0,7% im Gesamtmittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte im Untersuchungszeitraum stark. Die Familie war in 47% aller Proben vertreten.



Tafel 32: Cephalobidae spp. - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

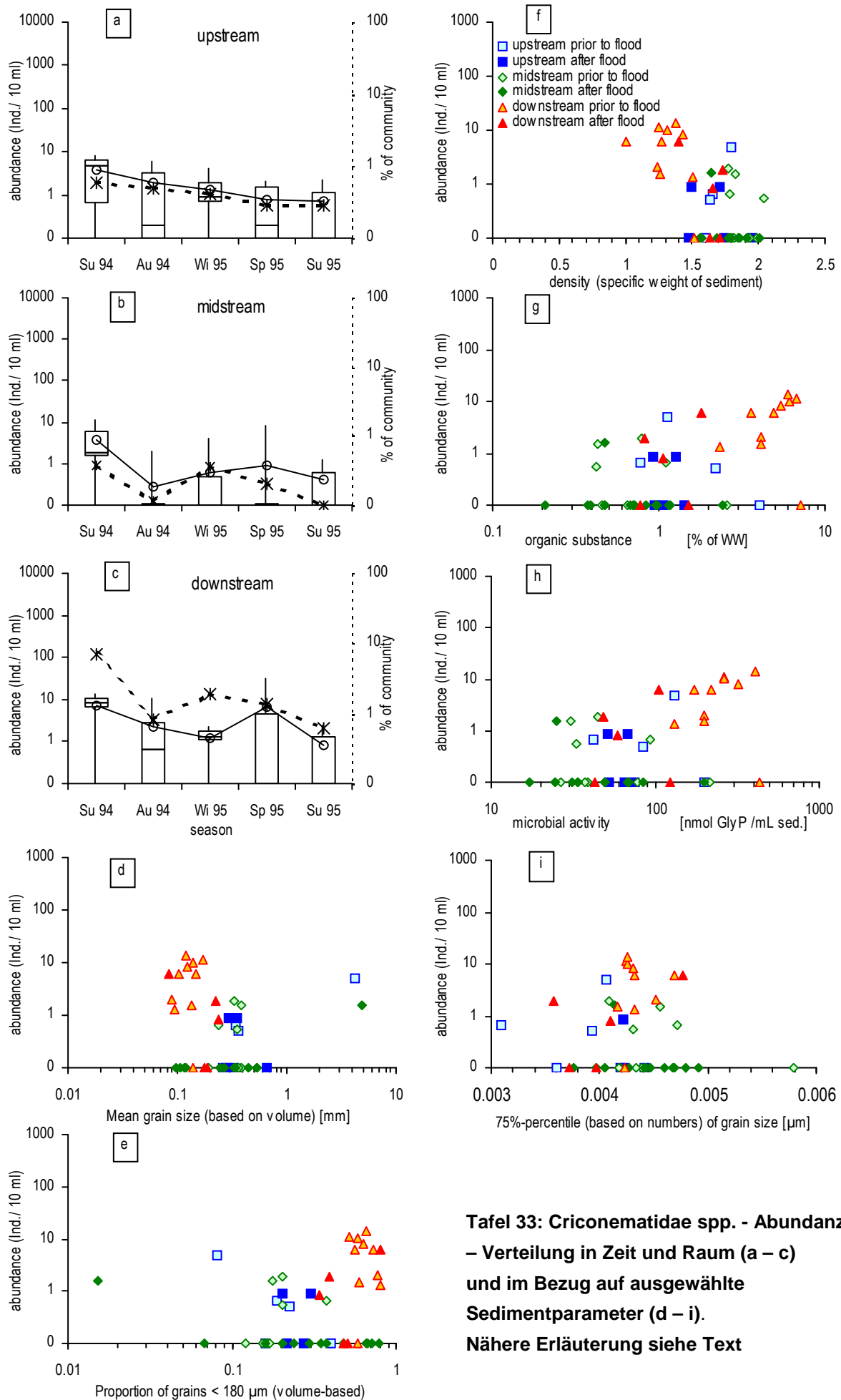
Es bestanden keine gut erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen der Cephalobidae, nur ganz schwache Trends hin zu Proben höheren spezifischen Gewichts. Die höchsten Abundanzen wurden in Proben mittleren organischen Gehaltes und mikrobieller Aktivität beobachtet.

6.2.5.33 Criconematidae spp.

Die Familie trat mit je vier Arten zweier Gattungen (*Criconema* und *Macroposthonia*) auf, von einer dritten Gattung wurde nur ein Individuum gefunden, das vorläufig als *Crossonema menzeli* eingeordnet wurde. Auch die übrigen Artbestimmungen sind nicht sehr sicher, da ich mich mit der Systematik der Criconematiden wegen ihrer geringen Abundanzen weniger intensiv befasst hatte. Von den übrigen Arten traten nur von den Arten *M. raskiensis*, *C. demani* und *C. longulum* je mehr als 10 Adulte auf. Die zusammenfassende Darstellung der Verteilung der Criconematiden in Zeit und Raum scheint dennoch lohnend, da sie eine von den übrigen Tylenchiden abweichende Verteilung zeigte.

Diese Familie hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Unterlauf, wo 60% aller Individuen auftraten, 18% im Mittellauf und nur 23% im Oberlauf. Im Oberlauf wurden zu Beginn des Versuchszeitraumes etwa 6 Individuen pro 10 ml Sediment beobachtet, die Abundanzen fielen im Lauf des untersuchten Jahres auf etwa 1 Individuum pro 10 ml Sediment ab. Im Unterlauf waren höhere, aber auch keine hohen Individuenzahlen zu beobachten, und auch hier gab es viele Nullproben. Das Hochwasserereignis hatte keinen nennenswerten Einfluss auf das Vorkommen der Criconematiden. Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. Criconematiden traten im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 1,5 Individuen /10 ml auf, mit 1,0 Ind./10 ml im Mittellauf und mit 3,5 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 0,28%, 0,21% und 0,69% von der jeweiligen Bachstrecke entsprach, 0,4% im Gesamtmittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte am wenigsten im Oberlauf. Die Familie kam mit 51% Stetigkeit in etwa de Hälfte aller Proben vor.

Auffällig waren deutliche, wenn auch auf $\alpha = 0,05$ nicht signifikante Korrelationen der Individuenzahlen mit einigen Sedimentparametern. Die Criconematiden wurden häufiger in Sedimenten mit einer kleinen mittleren Korngröße bzw. einem hohen Anteil kleiner Partikel gefunden. Diese Sedimente zeichneten sich auch durch niedriges spezifisches Gewicht, hohe Anteile organischer Substanz und hohe Phospholipidgehalte aus. Für die beiden letzten Parameter wurden lineare Regressionen der originalen und der logarithmierten Werte berechnet (letztere nicht dargestellt). Hier waren die Bestimmtheitsmaße der nicht transformierten Wertepaare mit $r^2 = 0,80$ für Phospholipidgehalt (Abb. 45 A) und $r^2 = 0,73$ für den organischen Gehalt (Abb. 45 B) größer als die entsprechenden Werte aus den log-transformierten Werten ($r^2 = 0,61$ und $0,54$). In beiden Fällen wurden Null-Proben nicht berücksichtigt. Bei Einbeziehung derselben beträgt das Bestimmtheitsmaß nur $r^2 = 0,61$ für die lineare Regression von Phospholipidgehalt und Abundanzen (unter Ausschluss einer Ausreißer-Nullprobe, mit dieser wäre r^2 noch niedriger, nämlich $= 0,42$) und entsprechend noch niedriger im Bezug auf den organischen Gehalt.



Tafel 33: Criconematidae spp. - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

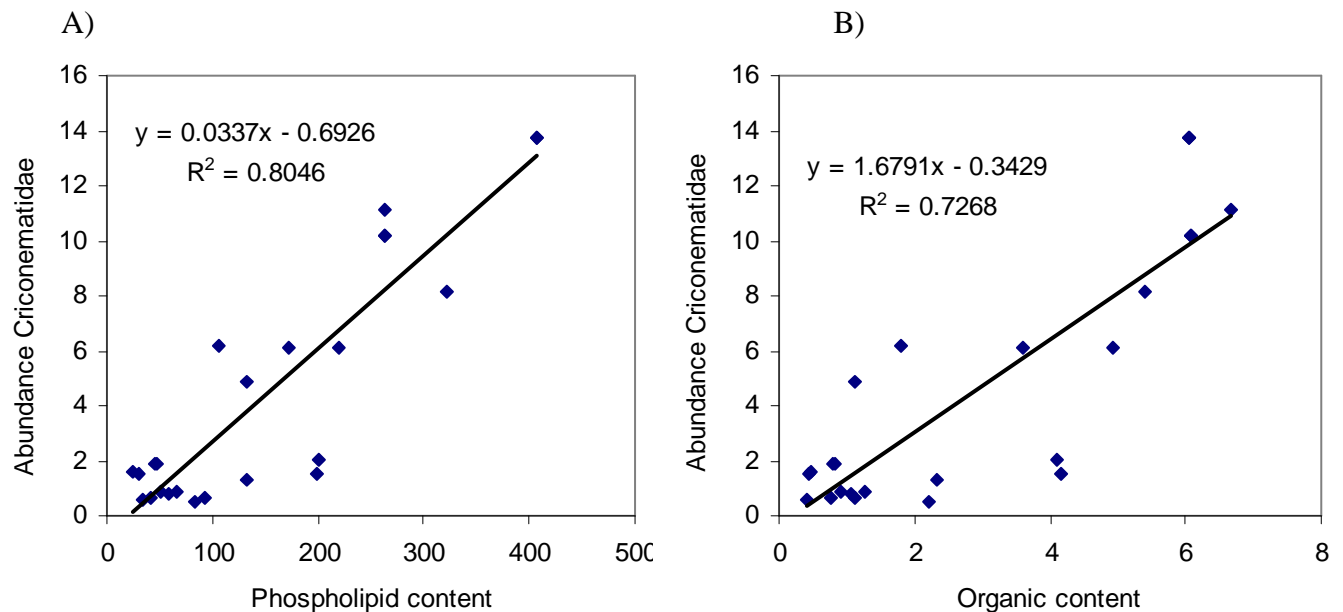


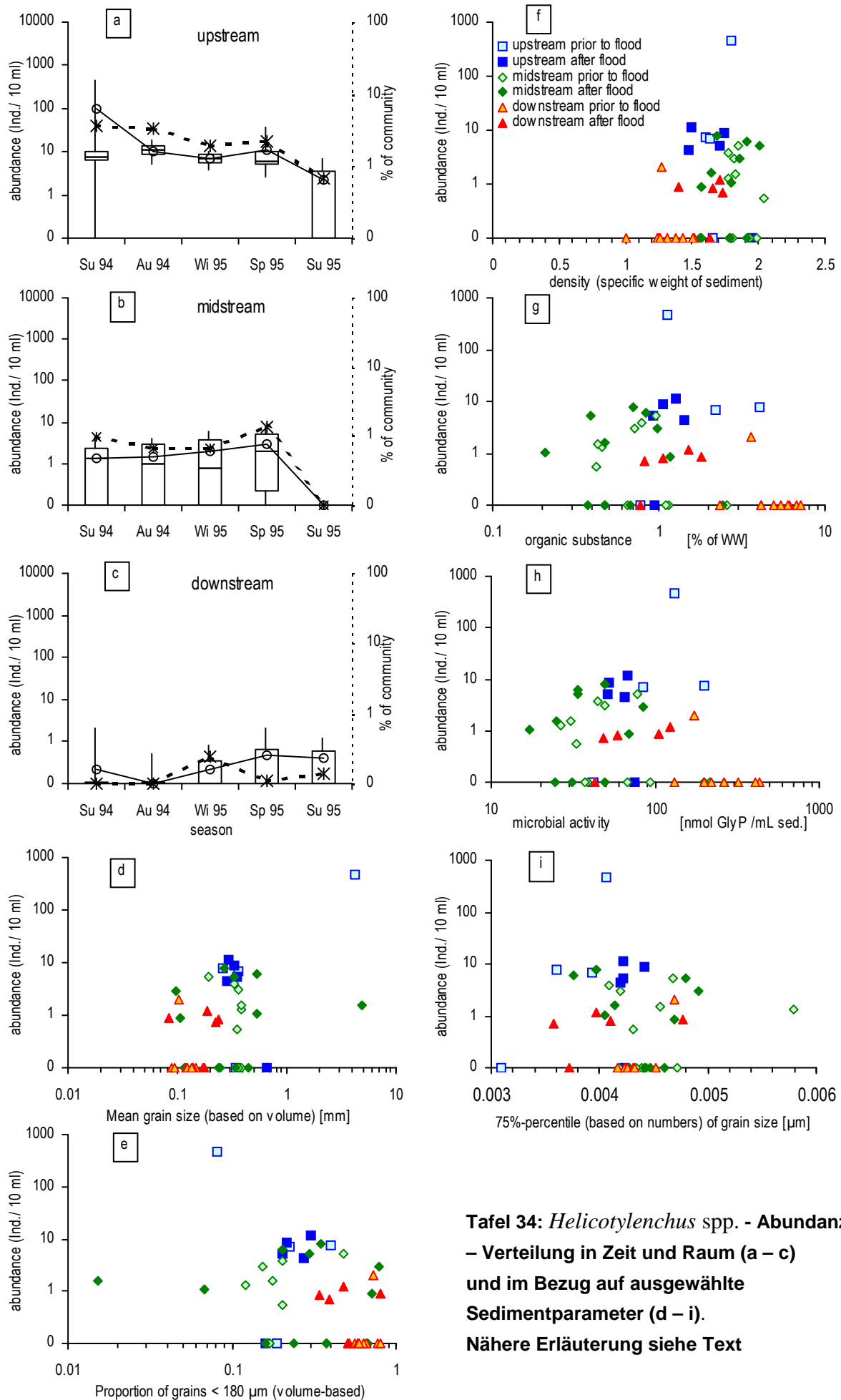
Abb. 45: Regressionsgeraden der Abundanzen der Criconeematiden (nicht logarithmiert)

A) gegen den Phospholipidgehalt und B) gegen den Organischen Gehalt (beide ebenfalls nicht logarithmiert)

6.2.5.34 *Helicotylenchus* spp.

Die Gattung *Helicotylenchus* trat mit mindestens vier Arten auf, von denen zwei (*H. pseudorobustus* und *H. varicaudatus*) nennenswerte Abundanzen aufwiesen. Wiederum waren die Anzahlen bestimmbarer Adulter zu gering, um eine separate Behandlung zu rechtfertigen. Auch diese Gattung hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 92% aller Individuen auftraten, 7% im Mittellauf und nur 1% im Unterlauf. Im Oberlauf wurden recht hohe Individuenzahlen von über 30 Individuen pro 10 ml Sediment über einen längeren Zeitraum erfasst, nämlich von Sommer 1994 bis Winter 1995, nur im Sommer 1995 waren deutlich weniger Individuen in den Proben, und zwar sowohl im Ober- als auch im Mittellauf. Umgekehrt wurde die Gattung im Unterlauf kaum, nach dem Hochwasser dagegen regelmäßig aufgefunden.

Auffällig war eine Probe im Sommer 1994 mit 464 *Helicotylenchus* - Individuen, die 63% aller erfassten Individuen der Gattung ausmachten. Diese Probe (255) war jedoch insgesamt besonders individuenreich und abweichend; auf sie wird weiter unten gesondert eingegangen, s. S. 297 und 295 f.). Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. *Helicotylenchus* trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 26 Individuen /10 ml auf, mit 1,9 Ind./10 ml im Mittellauf und mit nur 0,2 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen an der Lebensgemeinschaft von 5,12%, 0,37% und 0,04% für die jeweilige Bachstrecke entsprach, 1,8% im Gesamtittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte im Untersuchungszeitraum stark. Die Gattung war in 48% aller Proben vertreten.



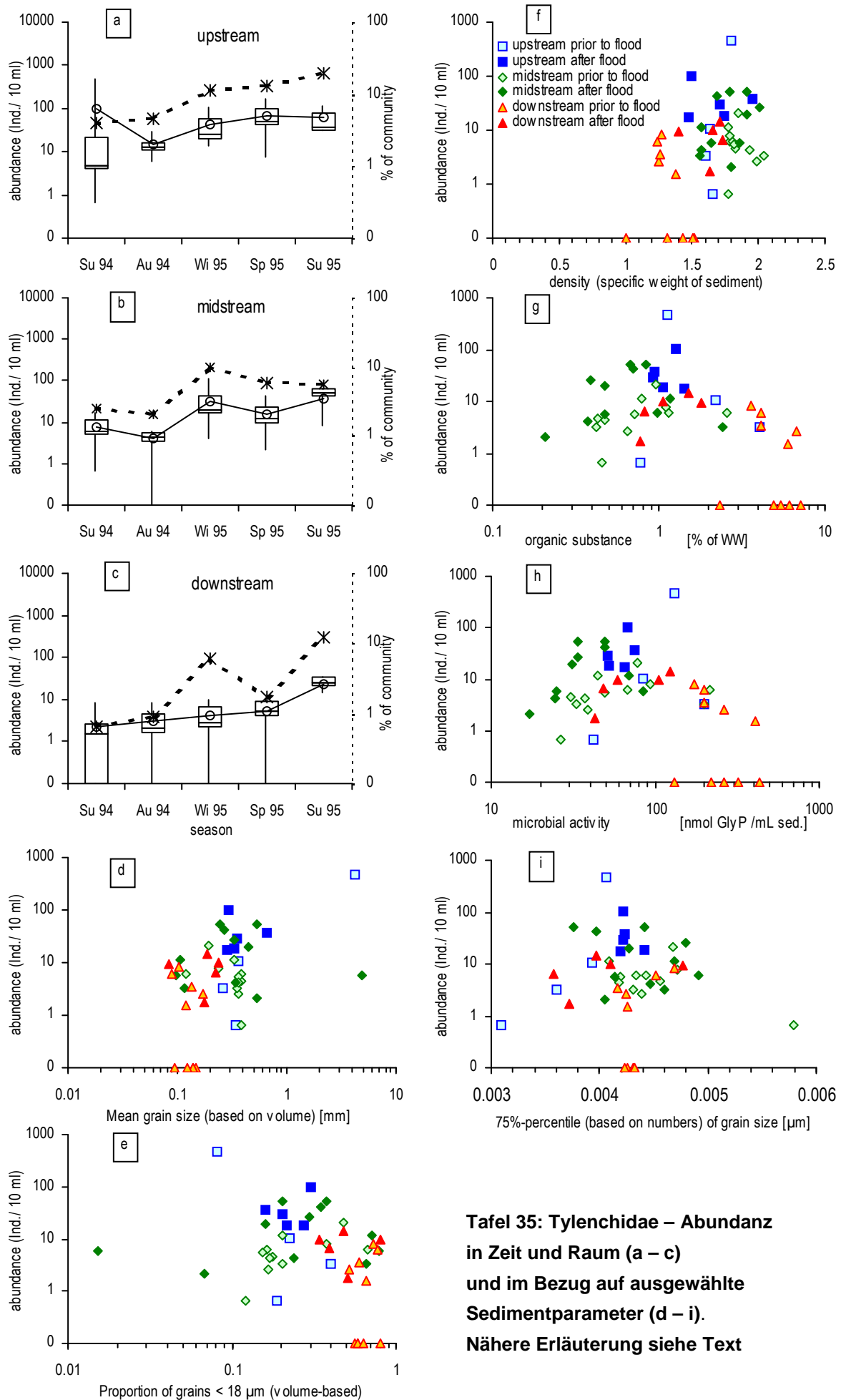
Tafel 34: *Helicotylenchus* spp. - Abundanz
 – Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen. Einige *Helicotylenchus*-Arten werden als amphibisch eingestuft, weiterhin als wurzelassoziiert (z.B. Gerber et al. 1987, Bongers 1988, Bert & Borgonie 2006 und darin enthaltene Zitate). Die Gattung *Helicotylenchus* war im Oberlauf am häufigsten, und dort waren auch eine Reihe von Makrophyten am Ufer oder sogar im Bachbett selbst zu finden, darunter *Myosotis palustris*, *Montia fontana* und *Berula erecta*, an den Ufern *Juncus*, *Eleocharis* und *Carex*-Arten, ergänzt durch *Sparganium erectum* und *Iris pseudacoris*. Da am Standort sowohl eher lockeres sandiges Sediment als auch verfestigtes und von Wurzeln durchdrungenes Sediment vorhanden war, wurde die Hypothese geprüft, ob *Helicotylenchus* in den Sedimenten häufiger sein sollte, in denen reichlich Wurzeln vorhanden waren. Die Hypothese bestätigte sich nicht. Zwar war *Helicotylenchus* auch in diesen Sedimenten vertreten, aber weder dominierte die Art dort (die häufigste Art auch dieser wurzeldurchdrungenen Sedimente war *E. breitenbachi* n.sp.), noch enthielt dieses Sediment die höchsten *Helicotylenchus*-Abundanzen; diese wurden in sandig- bis grobkiesigem Sediment beobachtet, in dem praktisch keine Wurzeln zu finden waren. Welche Umweltvariablen die Verteilung der Gattung bestimmten oder ob es sich hier vorwiegend um benachbarten terrestrischen Habitaten entstammende erratische Individuen handelt, bleibt unklar.

6.2.5.35 Tylenchidae

Die Tylenchidae werden hier als Familie dargestellt, um auch den hohen Anteil nicht weiter bestimmter Individuen dieser auch ökologisch recht homogenen, generell terrestrischen Gruppe zu behandeln. Teilmengen dieser in Tafel 35 dargestellten Gruppe, die Individuen der Gattung *Coslenchus* und *Aglenchus* werden auf weiteren Tafeln separat dargestellt. Die Familie kam im Oberlauf mit 151 Individuen /10 ml vor, was im Mittel 23% der Gesamtabundanz entsprach, jedoch nur 37 Ind./10 ml bzw. 6,1% im Mittellauf und 17 Ind./10 ml bzw. 4,2% im Unterlauf. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft (im Mittel etwa 7%) nahm insgesamt im Untersuchungszeitraum zu, schwankte jedoch besonders im Unterlauf stark. Die Familie war in 98% aller Proben vertreten und 71% aller Individuen traten im Oberlauf, nur 6% im Unterlauf.

Es bestanden keine allgemeingültigen Zusammenhänge zwischen den dargestellten Sedimentparametern und den Individuenzahlen. Allerdings konnten im Mittellauf lineare Reihungen von Werten zwischen der logarithmierten Abundanz und der logarithmierten mikrobiellen Aktivität erkannt werden, sofern die Verhältnisse vor und nach dem Hochwasser getrennt betrachtet werden.



**Tafel 35: Tylenchidae – Abundanz
 in Zeit und Raum (a – c)
 und im Bezug auf ausgewählte
 Sedimentparameter (d – i).
 Nähere Erläuterung siehe Text**

Die mikrobielle Aktivität war vor dem Hochwasser etwa um den Faktor 2 höher als danach, während die Abundanzen danach höher waren. Die Proben der beiden Phasen separat betrachtet lassen einen Trend zu höheren Individuenzahlen bei größerer mikrobieller Aktivität erkennen, zumindest bis zu 50 nmol GlyP /ml Sediment, bei höherer mikrobieller Aktivität besteht der Zusammenhang nicht. Ein gegenläufiger Trend war bei sehr großer mikrobieller Aktivität zu beobachten (> 100 nmol GlyP /ml Sediment). Diese hohen mikrobiellen Aktivitäten traten vorwiegend im Unterlauf und vor dem Hochwasser auf.

In diesen Proben war eine negative log-lineare Korrelation zwischen mikrobieller Aktivität und logarithmierten Abundanzen zu erkennen, für die sich sogar ein akzeptables Bestimmtheitsmaß berechnet ($R^2 = 0,80$), wenn man die beiden Proben mit Null-Abundanzen, die nicht logarithmierbar sind, außer acht lässt. Die logarithmierte Abundanz der Tylenchidae (im Unterlauf, vor Hochwasser) ließe sich demnach abschätzen als $y = -1,353x + 3,7746$, wobei x der logarithmierte Phospholipidgehalt in [nmol GlyP /ml Sediment] signifikant ist (Abb. 46). Ohne Logarithmierung wäre das Bestimmtheitsmaß schwächer ($R^2 = 0,67$).

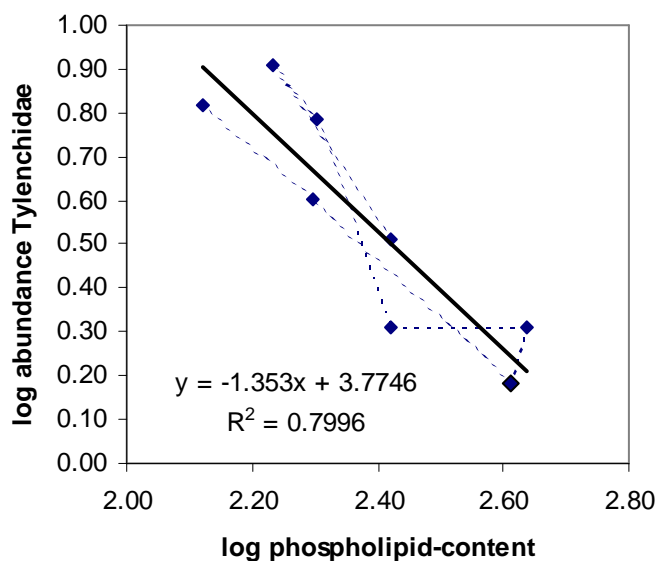
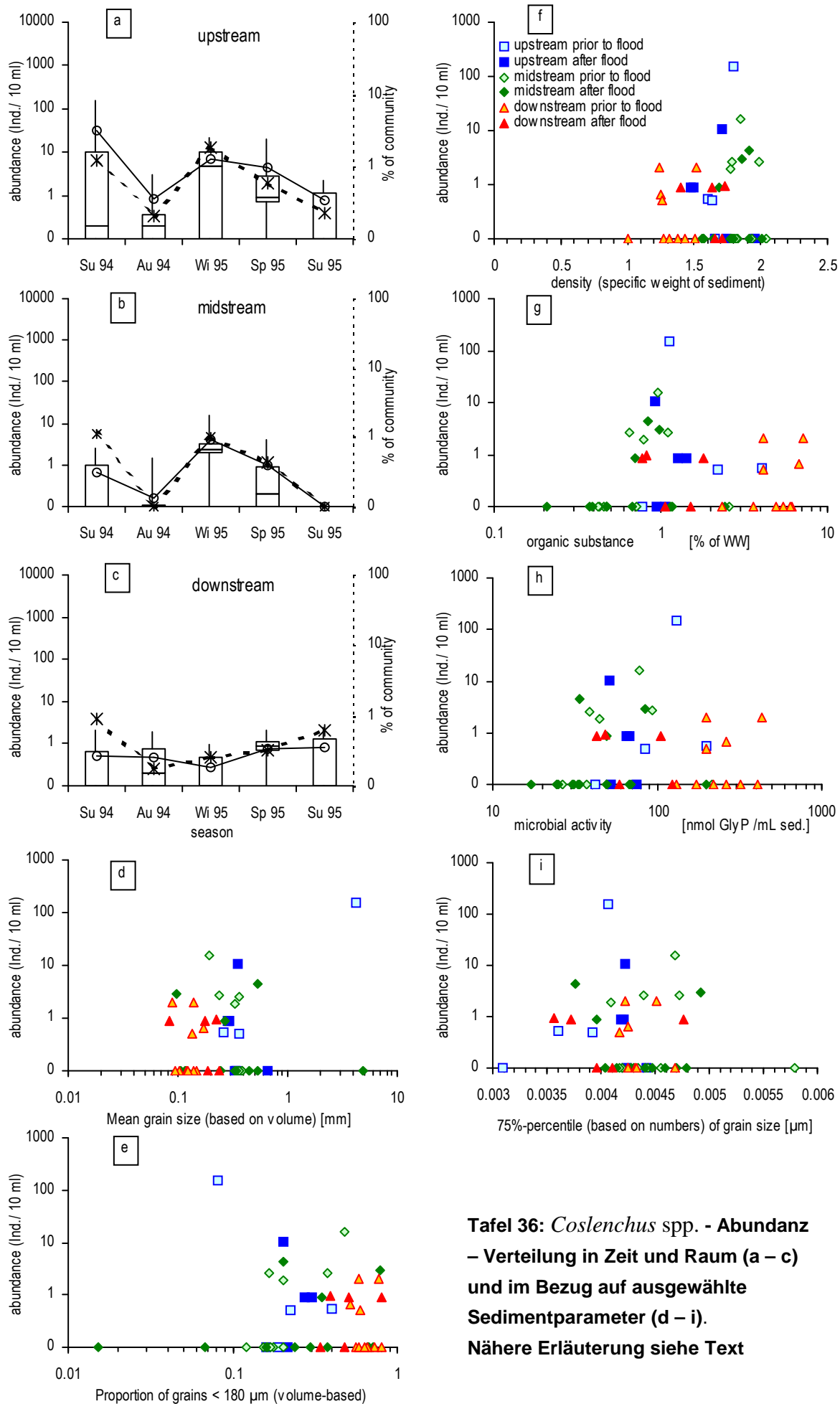


Abb. 46: Regressionsgerade des logarithmierten Phospholipidgehalts (als Maß für mikrobielle Aktivität) und der logarithmierten Abundanzen der Tylenchidae; aufeinanderfolgende Datenpunkte (Proben) miteinander verbunden.

Um zu prüfen, ob dieser Zusammenhang nicht nur Zeitserien beider Parameter widerspiegelt, wurden zusätzlich geprüft, ob es einen Trend des Phospholipidgehalts oder der Abundanzen in der Zeit gab. Zur Veranschaulichung wurden aufeinanderfolgende Proben in Abb. 46 gestrichelt miteinander verbunden. Es bestand kein solcher Trend mit der Zeit.

Dieser Zusammenhang gilt nur für die Proben des Unterlaufes (8 Datenpunkte), vor dem Hochwasser. Diese Sedimentproben zeichneten sich durch große Strömungsstabilität, einen hohen organischen Gehalt und sehr hohen Phospholipidgehalt aus. Teilweise war die oxische Schicht nur 2 cm dick, darunter herrschten anoxische Verhältnisse. Nach dem Hochwasser scheint auch im Unterlauf eher ein Trend zu einer positiven Korrelation zu bestehen. Bei Proben des Oberlaufes war kein Trend zwischen irgendeinem Sedimentparameter und der Abundanz zu erkennen.



Tafel 36: *Coslenchus* spp. - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

6.2.5.36 *Coslenchus* spp.

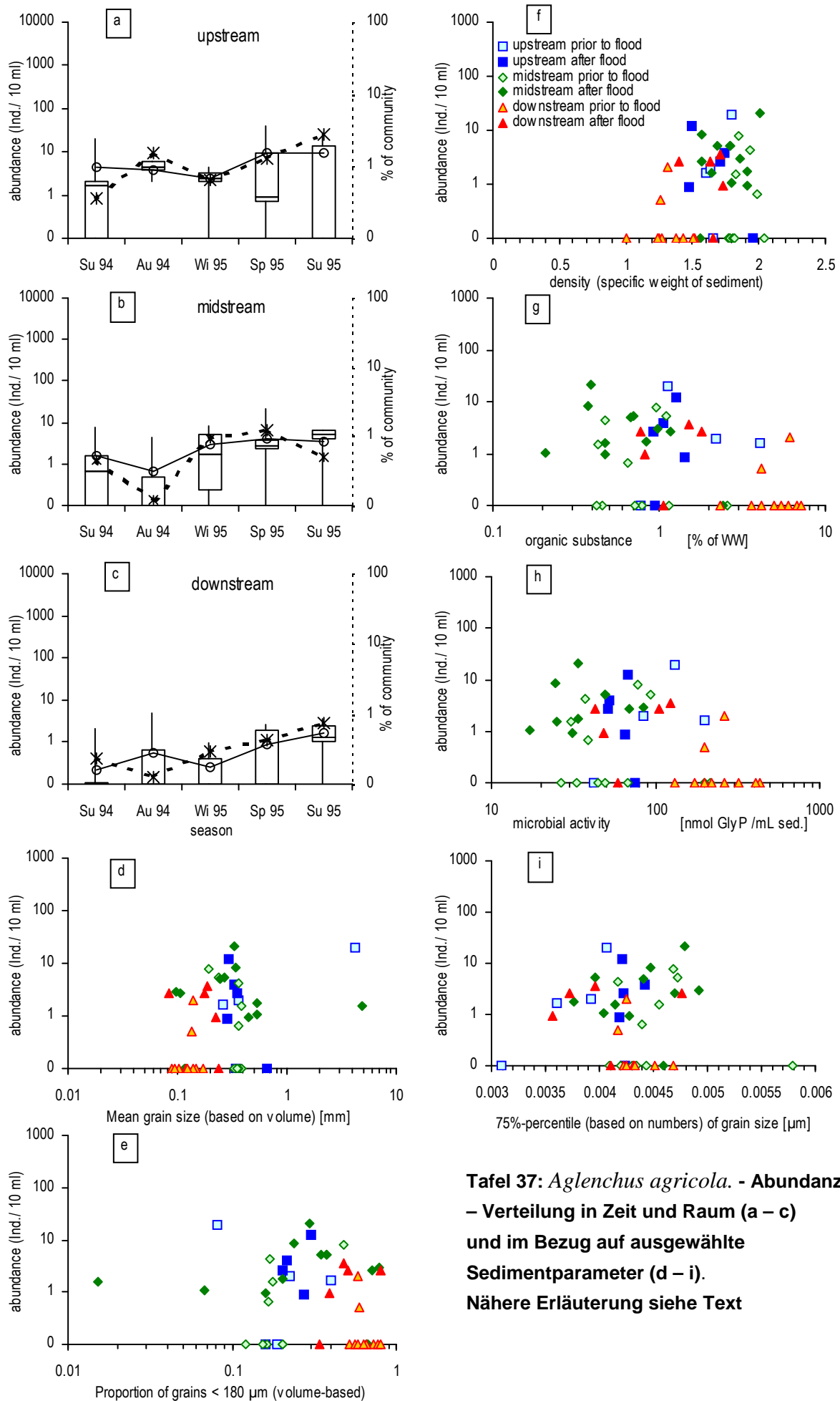
Die Gattung *Coslenchus* trat mit mindestens drei Arten auf, von denen zwei Arten mit hinreichender Sicherheit angesprochen werden konnten (*C. costatus* und *C. coccophilus*). Allerdings waren die Anzahlen bestimmbarer Adulter zu gering, um eine separate Behandlung zu rechtfertigen. Die als terrestrisch geltende Gattung hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 83% aller Individuen auftraten, 12% im Mittellauf und nur 5% im Unterlauf auf. Im Ober- und Mittellauf wurden geringe Individuenzahlen im Herbst 1994 beobachtet und hohe im Winter, im Mittellauf insbesondere nach dem Hochwasser (vom Oberlauf liegen keine Proben unmittelbar vor dem Hochwasser vor). *Coslenchus* trat im Oberlauf mit etwa 9,6 Individuen /ml auf, mit 1,4 Ind./10 ml im Mittel- und mit nur 0,5 Ind./ 10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 1,85%, 0,28% und 0,10% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke und 0,71% der gesamten Bachstrecke entsprach. Die Gattung war in 45% aller Proben vertreten und 83% aller Individuen traten im Oberlauf, nur 5% im Unterlauf auf. Die oben erwähnte Art *C. costatus* wurde bereits wiederholt aus aquatischen Habitaten beschrieben (z.B. Bongers 1988, Bert & Borgonie 2006 und darin enthaltene Zitate).

Es bestanden keine allgemeingültigen Zusammenhänge zwischen den dargestellten Sedimentparametern und den Individuenzahlen, und da die Art nur in 20 Proben mit Sedimentparametern auftrat, wären nur sehr deutliche Korrelationen erkennbar.

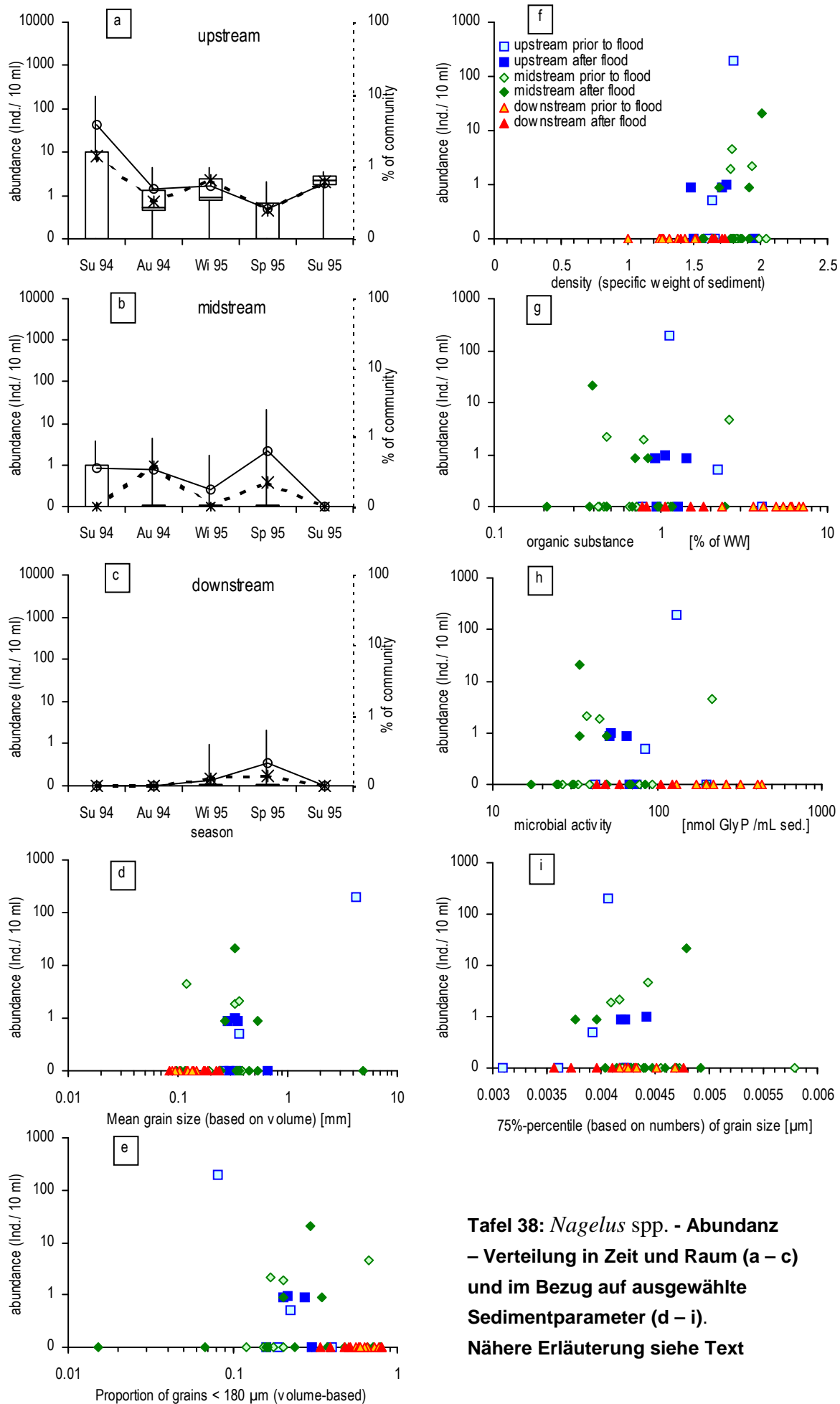
6.2.5.37 *Aglenchus agricola*

Alle gesammelten Individuen der Gattung *Aglenchus* gehören vermutlich *A. agricola* an. Ein Teil der zugehörigen Juvenilen wird allerdings nicht als solche erkannt worden sein und nur unter Tylenchidae indet. erfasst sein. Auch diese als terrestrisch geltende, aber auch wiederholt von aquatischen Habitaten gemeldete Art (z.B. Bongers 1988, Bert & Borgonie 2006 und darin enthaltene Zitate) hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 64% aller Individuen auftraten, 29% wurden in Proben des Mittellaufes und nur 6% im Unterlauf gefunden, mit Adulten zu allen Jahreszeiten. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft nahm insgesamt im Untersuchungszeitraum ab. *Aglenchus* trat im Oberlauf mit etwa 5,5 Individuen /10 ml auf, mit 2,5 Ind./10 ml im Mittel- und mit nur 0,6 Ind./ 10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 1,08%, 0,50% und 0,11% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke und 0,50% der gesamten Bachstrecke entsprach. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte im Untersuchungszeitraum stark. Die Art war in 53% aller Proben vertreten.

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen.



Tafel 37: *Aglenchus agricola*. - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text



Tafel 38: *Nagelus* spp. - Abundanz
– Verteilung in Zeit und Raum (a – c)
und im Bezug auf ausgewählte
Sedimentparameter (d – i).
Nähere Erläuterung siehe Text

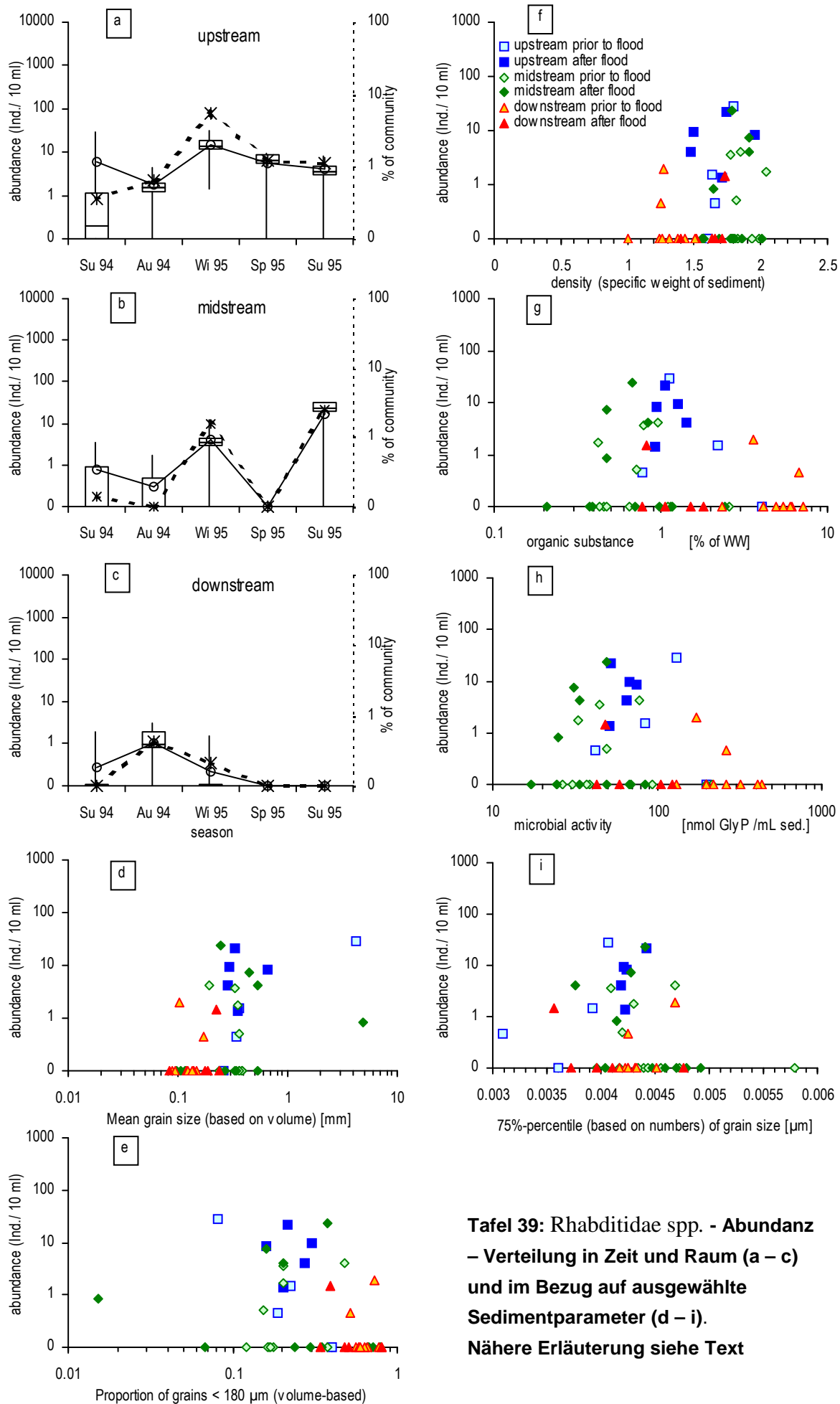
6.2.5.38 *Nagelus spp.*

Die als terrestrisch geltende Gattung *Nagelus* war mit mindestens drei Arten vertreten (*N. obscurus*, *N. alpinus* und *N. leptus*). Wiederum waren die Anzahlen bestimmbarer Adulter zu gering, um eine separate Behandlung zu rechtfertigen. Die Gattung hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 90% aller Individuen auftraten, 10% im Mittellauf und nur 1% wurden im Unterlauf beobachtet. Im Oberlauf wurden recht hohe Individuenzahlen im Sommer 1994 beobachtet, danach traten dort im Mittel auch nur 1-2 Individuen pro 10 ml Sediment auf. Adulte wurden zu allen Jahreszeiten gefunden. *Nagelus* trat im Oberlauf im Jahresmittel mit etwa 9,3 Individuen /10 ml auf, mit 0,99 Ind./10 ml im Mittellauf und mit nur 0,07 Ind./10 ml im Unterlauf auf, was Anteilen von 1,83%, 0,19% und 0,01% an der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach und 0,60% der Lebensgemeinschaft für die gesamte Bachstrecke. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte im Untersuchungszeitraum stark. Die Gattung war in 42% aller Proben vertreten. *Nagelus* gehört zu den meist terrestrischen, Wurzeln höherer Pflanzen anstechenden Tylenchiden. Die Gattung wurde jedoch schon mehrfach in aquatischen Habitaten gesammelt (z.B. Gerber et al., 1987, Bongers 1988, Bert & Borgonie 2006). Eine Art der Gattung wurde als mit *Iris* vergesellschaftet beschrieben (Bert & Borgonie 2006), wobei weder vom Wirt noch von *Nagelus* die Art angegeben wurde.

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen.

6.2.5.39 *Rhabditidae spp.*

Die Familie der Rhabditidae war mit den drei Gattungen *Rhabditis*, *Bursilla* und *Protorhabditis* vertreten, von denen nur *Bursilla monhystera* mit über 10 adulten Individuen auftrat. Die meisten Individuen - der Grossteil juvenile - konnte nicht weiter bestimmt werden, weswegen auch diese Familie nur summarisch behandelt werden kann. Auch diese Familie hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt im Oberlauf, wo 70% aller Individuen auftraten, 25% im Mittellauf und 5% im Unterlauf. Im Oberlauf wurde die Familie regelmäßig angetroffen, mit einer deutlichen Abundanzspitze im Februar 1995, direkt nach dem Hochwasser, wo in allen drei Proben erhöhte Individuenzahlen gefunden wurden (25 Individuen pro 10 ml Sediment). Ähnlich hohe Abundanzen traten in zwei Proben des Mittellaufes im Sommer 1995 auf, während dort in den Vormonaten gar keine Rhabditidae gefunden worden waren. Da diese Abundanzen nur in einzelnen Proben zu finden waren, könnte es sich auch um eine lediglich zufallsbedingte Häufung handeln, möglicherweise assoziiert mit einem Kadaver. Allerdings war ein solcher bei der Probennahme nicht aufgefallen; leider gehörten die beiden fraglichen Proben nicht zu denen, deren Sedimentparameter bestimmt wurden. Im Unterlauf wurde die Familie vor dem Hochwasser wenig, nach dem Hochwasser gar nicht aufgefunden.



Tafel 39: Rhabditidae spp. - Abundanz – Verteilung in Zeit und Raum (a – c) und im Bezug auf ausgewählte Sedimentparameter (d – i). Nähere Erläuterung siehe Text

Im Oberlauf wurden im Jahresmittel 6,8 Individuen /10 ml gefunden, 2,4 Ind./10 ml im Mittellauf und 0,1 Ind./10 ml im Unterlauf, was Anteilen von 1,33%, 0,47% und 0,10% der Gesamtlebensgemeinschaft der jeweiligen Bachstrecke entsprach, etwa 0,6% im Gesamtmittel. Der Anteil an der Lebensgemeinschaft schwankte im Untersuchungszeitraum stark. Die Familie war in 48% aller Proben vertreten.

Die Rhabditidae sind eine generell terrestrische Gruppe von Bakterienfressern, die die auch viele parasitische Arten hat und als Opportunist insbesondere in organisch verschmutzten aquatischen Habitaten angetroffen wurde. Vor dem Hintergrund überrascht nicht, dass die Familie im Breitenbach keine hohen Abundanzen erreichte.

Es bestanden keine erkennbaren Zusammenhänge zwischen den daraufhin untersuchten Sedimentparametern und den Individuenzahlen

6.2.6 Analyse der Muster innerhalb der Nematoden-Lebensgemeinschaften

Nach Darstellung der Verteilung einzelner Taxa in Raum, Zeit und längs von Gradienten der Sedimentparameter soll im folgenden die Lebensgemeinschaft als Ganzes unter verschiedenen Aspekten analysiert werden. Zunächst wird mittels Artsättigungskurven abgeschätzt, welcher Teil der zu erwartenden Arten durch die vorliegende Studie erfasst wurde. Anschließend werden Indices verwendet, um bestimmte Muster der Besiedlung herauszuarbeiten. Abschließend wird mit Ordinationsverfahren die Analyse vertieft, wobei indirekte Verfahren in Kombination mit Korrelationsanalysen und direkte Methoden eingesetzt wurden.

6.2.6.1 *Artzahlen in Raum und Zeit, Diversität und Evenness*

Zur Veranschaulichung der Artenzahlen und dem Auftreten der Taxa im Probenmaterial wurden Artsättigungskurven für jede Probenstelle erstellt (Abb. 47). Auf der Abszisse sind die Proben in Reihenfolge der Probennahme aufgetragen, also entlang einer Zeitskala. Auf der Ordinate sind die gefundenen Arten kumulativ aufgetragen. Die Lücken zwischen den Datenpunkten bezeichnen Zeiträume, deren Proben nicht ausgewertet werden konnten. Eine alternative Darstellungsweise wäre, alle Proben in geschlossen aufeinanderfolgender Reihe darzustellen, wie es normalerweise bei Artsättigungskurven geschieht. Dann wäre der Bereich auf der Abszisse unterschiedlich lang für die unterschiedlichen Probenstellen geworden, da die Zahl der ausgewerteten Proben der verschiedenen Bachabschnitte nicht gleich war, $n = 25$ bei A, 39 bei D und 41 bei G. Bei dieser Darstellung wäre insbesondere der Verlauf der Kurve des Oberlaufes noch steiler.

Die meisten Arten wurden im Oberlauf gefunden, die wenigsten im Unterlauf. An der Steigung der Kurven in allen drei Bachabschnitten ist eindeutig zu erkennen, dass noch keine Artsättigung erreicht war, d.h. dass man bei weiteren Probennahmen mit weiteren Arten rechnen muss. Dies gilt für alle drei Bachabschnitte.

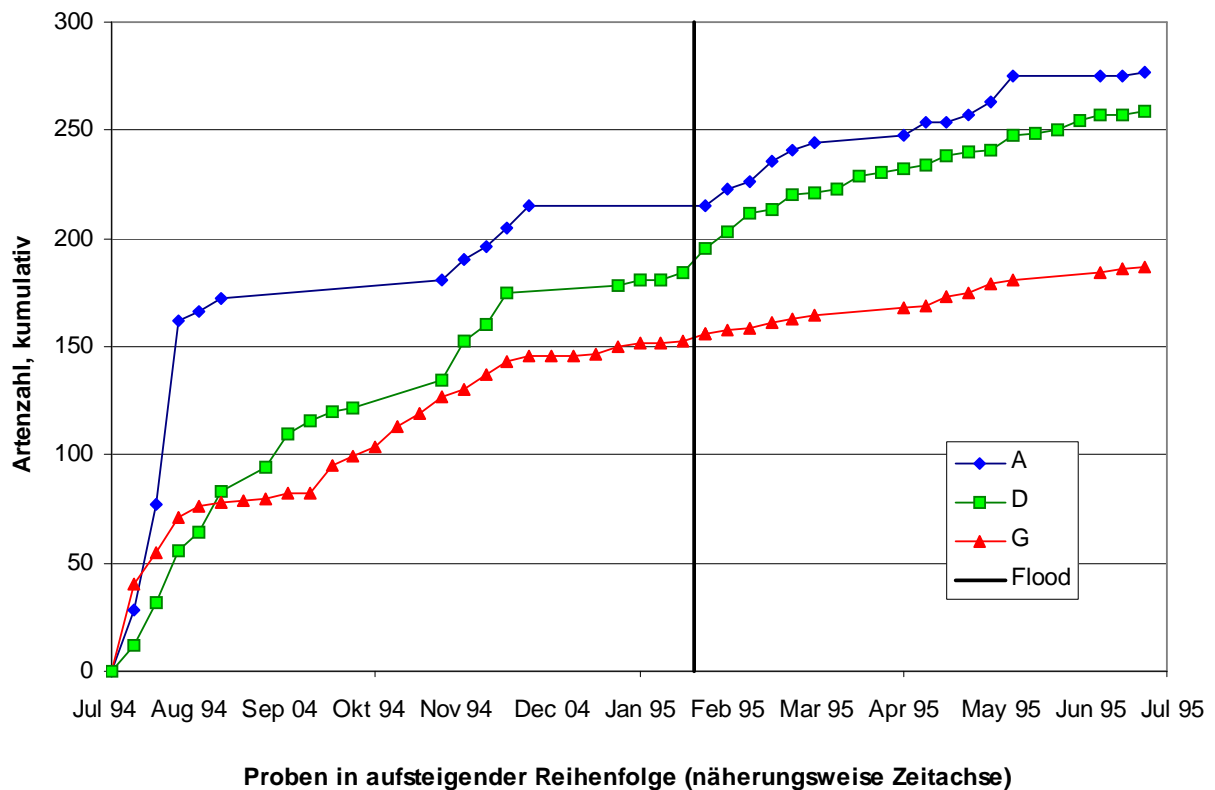


Abb. 47 Artensättigungskurven pro Bachabschnitt: Kumulative Artenzahlen probeunweise

Es war vermutet worden, dass die Artensättigungskurven in der Periode des Flutereignisses einen Knick und größere Steigung aufweisen könnten, da die Einschwemmung vorwiegend terrestrischer Arten erwartet wurde. Dies war jedoch nur bedingt der Fall. Insbesondere bei A war der Anteil neuer Arten pro Probe nicht größer als zuvor; der wagerechte Abschnitt der Kurve links des Flutindikators ist ein Artefakt der Darstellungsweise probeunser Zeiträume. Bei D war dagegen tatsächlich ein stärkerer Anstieg der Zahl nachgewiesener Arten zu verzeichnen. Die Arten, die im Februar erstmals nachgewiesen wurden, waren 37 Arten oder höhere systematische Gruppen, darunter die als aquatisch eingestufte Art *Coslenchus coccophilus*, im übrigen aber terrestrische und amphibische Taxa: *Dorylaimoides*, *Dorylaimellus montenegricus*, *Miculenchus* sp., *Miconchus* sp. *Polenchus* sp., *Eumonhystera* aff. *simplex*, *Plectus minimus*, *P. longicaudatus*, *Prismatolaimus* sp. 5, *P. dolichurus*, *Tripyla glomerans*, *Wilsonema agrarum*, *Alaimus proximus*, *Nagelus alpenensis*, *Pleurotylenchus sachsi*, cf. *Hoplotylus femina*, *Rotylenchus goodeyi*, *R. pumilus*, *Cephalenchus persegnis*, *Metatheratocephalus* sp., *Heterocephalobus* cf. *elongatus*, *Bunonema reticulatum*, juvenile unbestimmbare Hemicycliophoridae, *Pseudhalenchus*, *Pratylenchus* cf. *crenatus*, sowie 5 weitere Taxa, die nur höheren systematischen Kategorien zugeordnet werden konnten. Die überwiegende Mehrheit dieser nach dem Hochwasser neu hinzugekommenen Arten waren in der Tat Bodenbewohner, was die Annahme der Einschwemmung aus terrestrischen Habitaten weiter unterstützt.

62% aller Taxa wurden sowohl vor als auch nach der Hauptflutwelle gefunden, 17% kamen nach diesem Termin neu hinzu, während 21% aller Taxa nur vor, aber nicht mehr nach dem Flutereignis gefunden wurden. Die mit dem Flutereignis einhergehenden Änderungen waren am deutlichsten im Unterlauf. Zu den Arten, die dort vor dem Hochwasser häufiger als im Rest des Baches, danach aber deutlich seltener waren, gehörten verschiedene seltenere *Tobrilus* s.l.- Arten und Juvenile der Großgattung, *Semitobrilus pellucidus*, *Monhystera paludicola* und *M. sp.3*, *Monhystrella sp. 3*, *Eumonhystera filiformis* und *E. longicaudatula*. Umgekehrt waren einige Arten erst nach dem Hochwasser im Unterlauf überdurchschnittlich häufig in den Proben, nämlich *Eudorylaimus*, *Mononchus*, Cephalobidae und kleine unbestimmbare Plectidae. *Monhystrella sp. 2* und Criconematidae waren durchgängig häufiger im Unterlauf als an anderen Probenstellen, vor und nach dem Flutereignis. Diese Arten mit ähnlichem Verteilungsmuster werden auch bei den im nächsten Abschnitt beschriebenen Ordinationsanalysen meist gemeinsam abgebildet. Doch auch im Oberlauf waren bestimmte Arten überwiegend vor oder nach dem Flutereignis zu finden. Zu den dominanten Taxa vor dem Flutereignis gehörten insbesondere die Gattungen *Helicotylenchus* und *Nagelus*, eine Reihe von Dorylaimiden-Gattungen sowie *Tripyla*, weiterhin *Eumonhystera dispar* und *E. vulgaris*; diese beiden hatten allerdings auch im Mittellauf bedeutende Vorkommen vor dem Hochwasser. Taxa, die im Oberlauf erst nach dem Hochwasser größere Populationen aufbauten, waren *Prismatolaimus*, *Ethmolaimus pratensis*, *Achromadora* spp. und *A. micoletzky*, *Eumonhystera sp. 8*, *Malenchus*, andere Tylenchidae sowie Rhabditina, um nur die häufigeren Gruppen zu nennen. Auch diese wurden bei den Ordinationsanalysen oft dicht nebeneinander abgebildet. Weitere Details siehe oben bei der Besprechung der einzelnen Arten und unten.

6.2.6.2 Indices – Diversität, Ähnlichkeit und Eveness

Die Abundanzdaten aller Arten (auch der potentiell eingeschwemmten terrestrischen Arten) wurden hinsichtlich Artenzahl, Diversität und Gleichförmigkeit analysiert. Wiederum ist die Analyse dadurch beeinflusst, dass nicht von allen Probenstellenkategorien gleich viele Proben vorliegen. (vgl. Abb. 47). Vom Oberlauf A wurden nur 25 Proben ausgewertet, vom Mittel- und Unterlauf 39 bzw. 41.

Die zeitliche Abfolge ist gleichfalls heterogen, an den vierteljährlichen Hauptuntersuchungsterminen wurden zwischen 14 und 24 Proben analysiert, dazwischen nur je 2-3 Proben, vorwiegend vom Mittellauf (Sammelstelle D, s. Tab. 3)

Diversität, Gleichförmigkeit (Eveness) und Ähnlichkeitsindices sind nach Bachabschnitten aufgeschlüsselt in Abb. 48 zusammenfassend dargestellt (berechnet über alle Zeiten und Proben). Die Individuenzahlen sind Mittelwerte pro Probe. Wie bereits oben erwähnt, wurden die größten Artenzahlen im Oberlauf beobachtet. Die Eveness war im Mittellauf am niedrigsten.

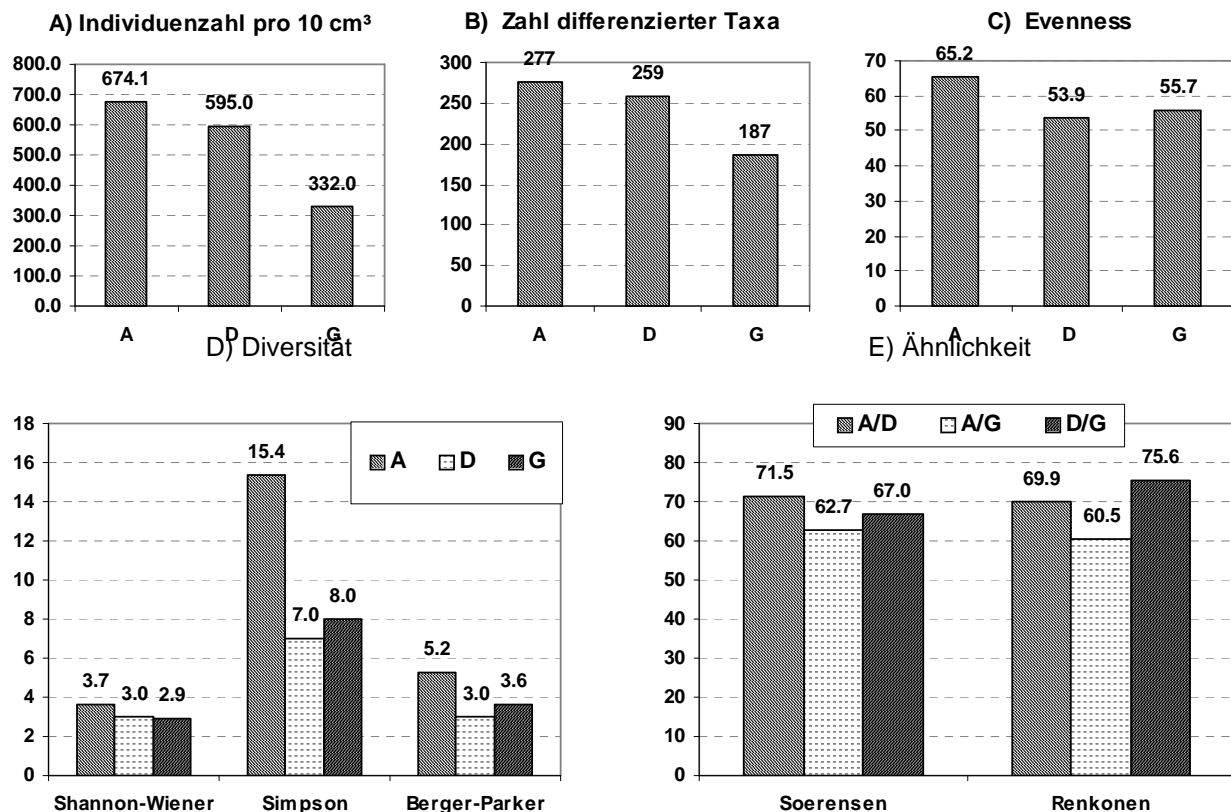


Abb. 48 Diversitäts- und Ähnlichkeitsindices pro Bachabschnitt : Diversitätsindices der verschiedenen Bachabschnitte (Längsverlauf) a) Individuenzahl, b) Artenzahl, c) Gleichförmigkeit (Evenness), d) Diversitätsindices und e) Ähnlichkeitsindices (% Übereinstimmung).

Alle drei berechneten Diversitätsindices (nach Shannon-Wiener, Simpson und Berger-Parker) zeigen übereinstimmend die höchste Diversität für den Oberlauf an und zwei von den Indices die geringsten Werte für den Mittellauf. Die vergleichsweise niedrigen Werte (z.B. Shannon-Wiener im Oberlauf im Mittel 3,7, im Mittel- und Unterlauf sogar nur 3,0 und 2,9) sind nicht Folge einer geringen Artenzahl, sondern dem Umstand geschuldet, dass *E. breitenbachi* alleine zwischen 19 und 33% des Gesamtvorkommens beisteuert und die fünf häufigsten Taxa 44 - 63% aller Individuen der Probenstelle ausmachen.

Die meisten Individuen pro Probe sowie die höchsten Artenzahlen wurden im Oberlauf beobachtet (Probenstelle A), dies obwohl dort die niedrigste Zahl von Proben analysiert worden war. Auch hinsichtlich Diversität und Stetigkeit (Evenness) waren im Oberlauf die höchsten Werte zu beobachten. Sowohl hinsichtlich Gleichförmigkeit als auch nach den berechneten Diversitätsindices traten im Mittellauf die niedrigsten Werte auf. Der Unterlauf (Probenstelle G) wies die niedrigsten Individuenzahlen und die geringste Artenzahl auf. Die Evenness war allerdings höher als im Mittellauf, ebenso berechneten sich für zwei der drei Diversitätsindices höhere Werte als für den Mittellauf. Nur der Shannon-Weaver-Index indizierte für den Unterlauf die niedrigsten Werte.

Die Aussagekraft dieser Werte ist sehr begrenzt. Beispielhaft seien die Werte des Shannon-Weaver- Diversitätsindex nach Gruppen- und Probenstellen differenziert dargestellt, hier berechnet aus den einzelnen Proben (Abb. 49). Es waren große Unterschiede von Probe

zu Probe festzustellen. Die Unterschiede der Mittelwerte waren am Unterlauf signifikant unterschiedlich, vor dem Flutereignis war die Diversität der Besiedlung höher als danach (Bonferroni-Test, $p = 0,002$). Demnach stellte das Flutereignis keine Störung dar, die Connells Intermediate Disturbance Hypothesis unterstützen würde. Nach dieser müsste die Diversität unter moderatem Stress ansteigen (Connell 1978).

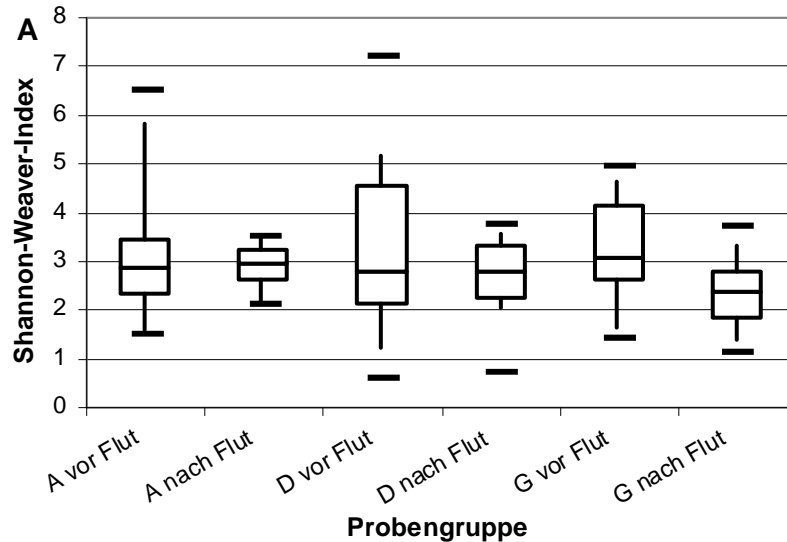


Abb. 49: Shannon-Weaver Indices für Breitenbachproben in Zeit und Raum (Boxplot).

Dargestellt: Median; 25- und 75-Perzentil in Box; 05 - und 95-Perzentil als Fehlerindikator; Min. u. Max. als Striche.

Die Ähnlichkeitsindices Sørensen- und Renkonen-Index berechneten erwartungsgemäß die geringsten Ähnlichkeiten zwischen Ober- und Unterlauf mit einer Übereinstimmung von jeweils über 60%, während die Abschätzung nach Sørensen zwischen Ober- und Mittellauf, nach Renkonen dagegen zwischen Mittel- und Unterlauf den größten Übereinstimmungsgrad ermittelte. Ob der Mittellauf mehr Ähnlichkeit mit dem Oberlauf oder mit dem Unterlauf hat, war anhand der Indices nicht eindeutig zu klären.

6.2.6.3 Indices – Maturity Index

Schließlich wurde auch der Maturity-Index berechnet (Bongers 1990, 1999), ohne Berücksichtigung der Pflanzenparasiten oder der Tylenchidae (vgl. Neher & Campbell 1996, Beier & Traunspurger 2003b); zum Prinzip siehe Material & Methoden, S. 158. Der Maturity-Index wurde A) von allen 5 c-p – Gruppen berechnet (MI), B) nur die c-p-Gruppen 2-5 berücksichtigend (MI 2-5) (Bongers & Korthals 1993, Yeates 1994, Bongers et al. 1997), Neher & Campbell 1996) sowie Beier & Traunspurger 2003b). Die Ergebnisse werden in Abb. 50 graphisch dargestellt.

Zwischen beiden berechneten Varianten bestanden kaum Unterschiede, da im Breitenbach die c-p-Gruppe 1 praktisch keine Rolle spielte. Es zeigte sich in beiden Varianten ein deutlicher Trend zu bachabwärts niedrigeren Werten, also im Unterlauf mehr "colonizers" und weniger "persisters" (Bongers 1990). Diese beiden Pole des Gradienten können gut mit r- und K-Strategie umschrieben werden, (auch wenn Bongers 1990 diese

Gleichstellung immer vermied, vgl. aber auch Hoess et al. 2006). Unerwartet war jedoch der zeitliche Trend: Die Werte des Maturity-Index indizierten nach dem Hochwasser durchweg höhere Anteile von K-Strategen ("persisters") in den Lebensgemeinschaften als vor dem Hochwasser. Dies scheint der Hypothese zu widersprechen, wonach die Hochwässer Störungen darstellen, die unterschiedslos alle Strategietypen beeinträchtigen und in deren Folge höhere Anteile von r-Strategen die gestörten Habitate besiedeln sollten, bis sie wieder von konkurrenzkräftigeren K-Strategen abgelöst werden.

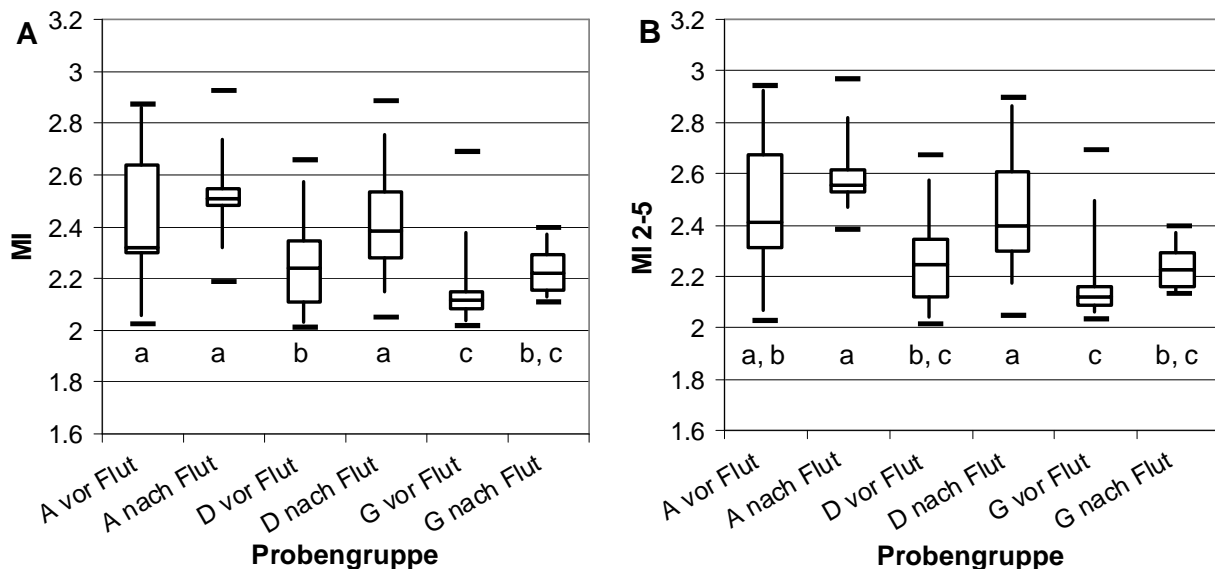


Abb. 50: Maturity Indizes für Breitenbachproben in Zeit und Raum – A: MI, B: MI 2-5

Dargestellt: Median; 25- und 75-Perzentil in Box; 05 - und 95-Perzentil als Fehlerindikator; Min. u. Max. als Striche. Gruppen mit den gleichen Buchstaben unterschieden sich nicht signifikant voneinander (Bonferroni-Test, $\alpha = 0,05$).

Der Befund deckt sich allerdings mit den Beobachtungen darüber, welche Taxa nach dem Hochwasser besonders starke Einbrüche aufwiesen (vgl. Tab. 47), nämlich insbesondere die der Monhysteridae, deren Dominanz in Kombination mit ihrer Einstufung als c-p-Gruppe 2 den MI erheblich beeinflusste. Gruppen mit höherer c-p Einstufung wie die großen Enopliden Ironidae, Tripylidae und Tobrilidae sowie aquatische Dorylaimida waren nach dem Hochwasser meist in ähnlicher Größenordnung zu finden wie zuvor, Alaimidae und Mononchidae nahmen sogar zu. Dies kann entweder durch Einschwemmung aus den umgebenden terrestrischen Habitaten bedingt sein oder dadurch, dass die als "persister" eingestuften aquatischen Arten auch ein katastrophales Ereignis wie ein starkes Hochwasser besser überstehen als r-Strategen. Näheres siehe Diskussion.

6.2.6.4 Ergebnisse der multivariaten Analysen der Nematodengemeinschaft

Neben den im folgenden eingehend beschriebenen Ordinationsanalysen wurden auch Cluster-Analysen berechnet (mit Winstat), sowie auch eine dichotomisierte Ordinationsanalyse mit TWINSpan (durch Udo Hommen, dem auch an dieser Stelle sehr

gedankt sei für seine Hilfe in vieler Hinsicht). Beide Analysen trennten einige auffällig abweichenden Proben mit besonders hoher oder besonders niedriger Abundanz ab. In der übrigen Aufteilung war allerdings nur wenig Struktur zu erkennen. Die Ergebnisse der Gruppierung der Arten sind in Abb. 51 dargestellt.

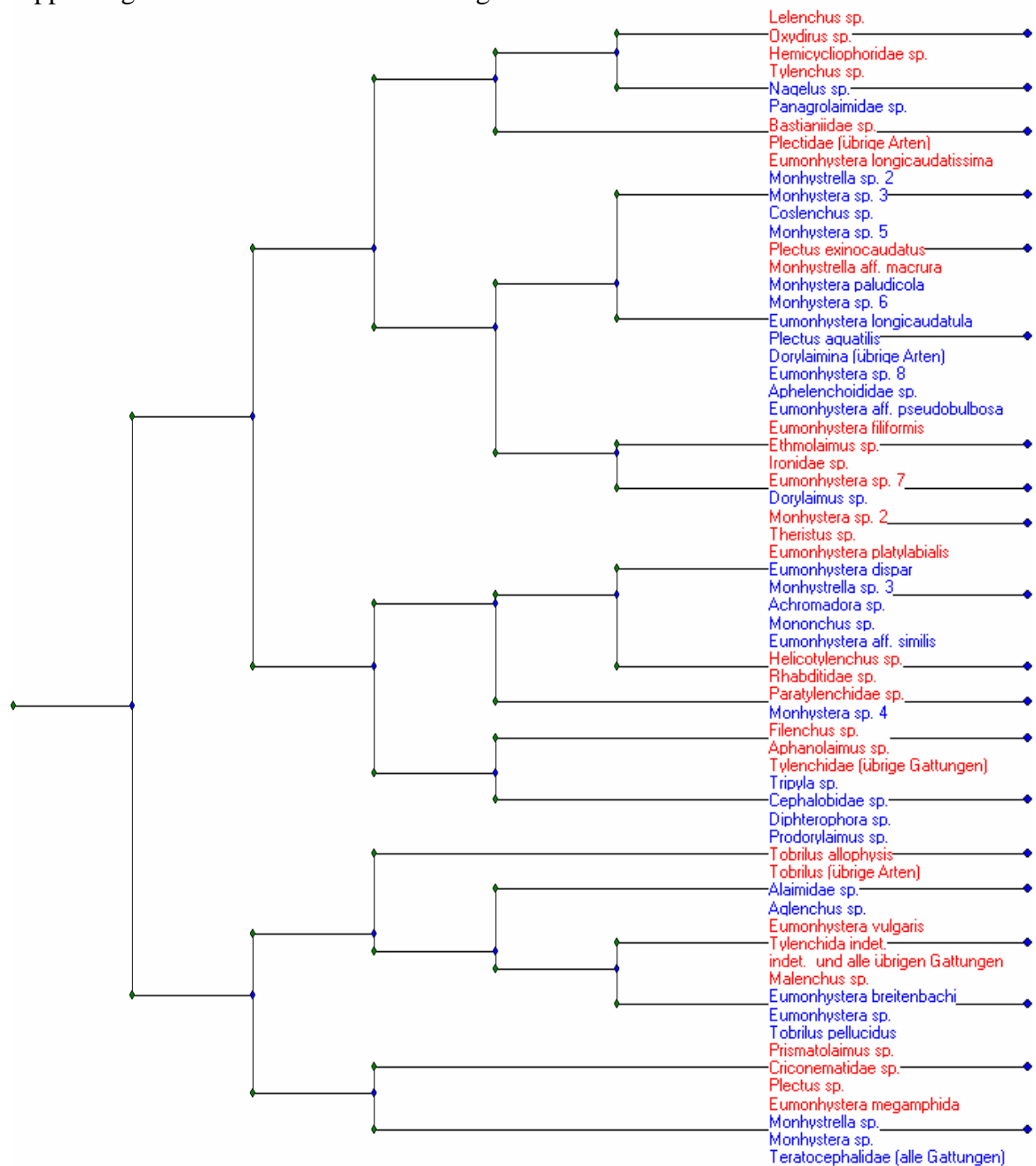


Abb. 51: Ergebnisse der Twinspan-Analyse 1: Ordination der Arten

Die Gruppierung der ersten drei Gruppen der Arten scheint weitgehend sinnvoll, da die Rhabditida und Tylenchina nur in bestimmten Proben dominierten. Wie aber die Kombination der Arten in der vierten Gruppe von oben zustande kommt, wo die oft mit den übrigen Tylenchina gemeinsam vorkommende Gattung *Coslenchus* mit zwei *Monhystera*-Arten zusammen gruppiert wurde, ist mit den Abundanzdaten nicht zu vereinbaren, ebenso

die Gruppierung der 8 Arten in Gruppe 6 (*Monhystera paludicola* bis *Eumonhystera* aff. *pseudobulbosa*), welche in Ordinationsanalysen auf drei Quadranten verteilt dargestellt wurden, ist nicht nachvollziehbar. Auch die Gruppierung der Proben (Abb. 52) enthält unerwartete Kombinationen. Generell wurden die Proben nicht so gruppiert wie aufgrund der Lage im Gewässer und der Nematodenbesiedlung erwartet wurde, insbesondere was Proben von verschiedenen Probenstellen oder aus verschiedenen Zeiträumen³⁴ betraf, und die abgebildeten Muster entzogen sich einer schlüssigen Interpretation. Dies galt noch mehr für die Cluster-Analyse (Winstat), weswegen auf diese hier gar nicht eingegangen werden soll.

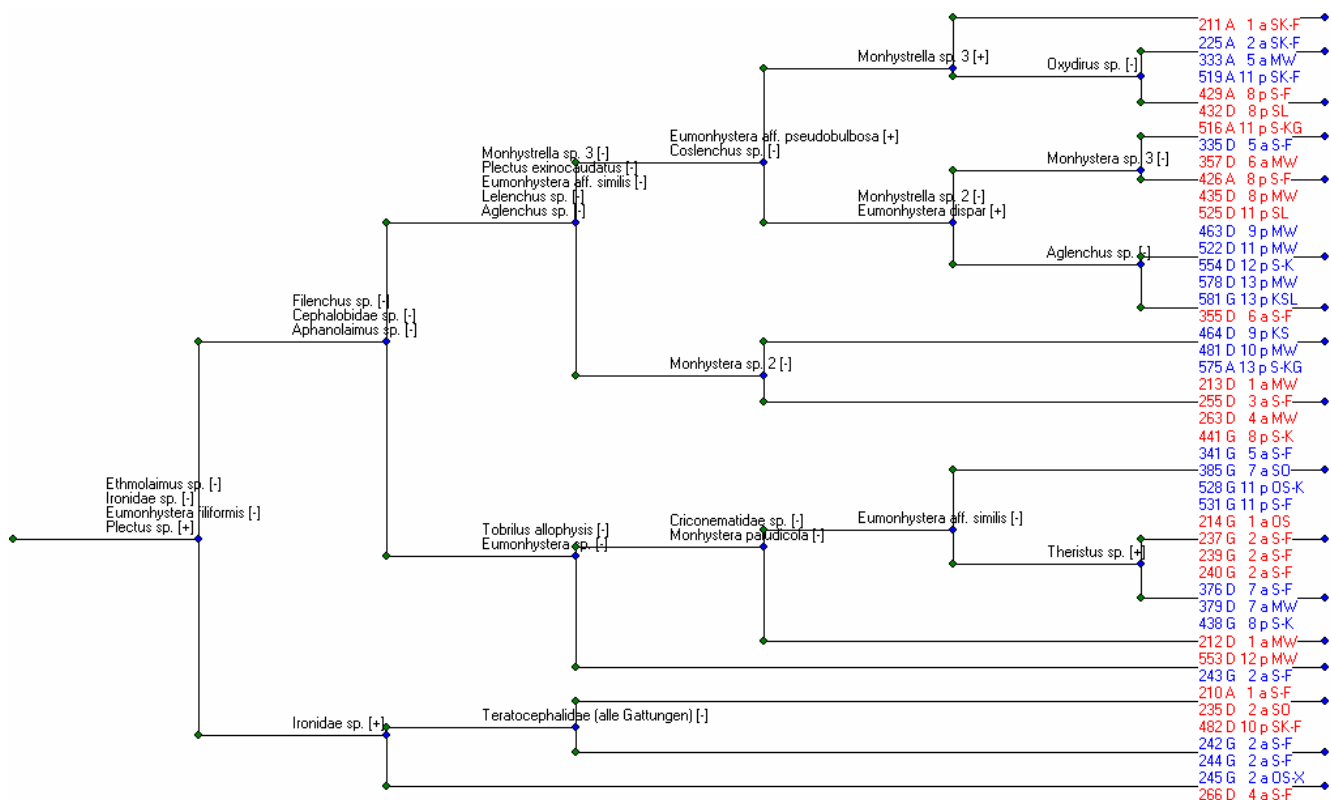


Abb. 52: Ergebnisse der Twinspan-Analyse 2: Ordination der Proben

6.2.6.4.1 Indirekte Analysen (PCA, CA) und nachgeschaltete Analysen

Einleitend wurde eine PCA nur aus den Sedimentparametern berechnet, um zu visualisieren, wie sich die Proben hinsichtlich der gemessenen abiotischen Parameter gruppieren. Die Umweltvariablen wurden als "species data" definiert und standardisiert, um unterschiedliche Einheiten auszugleichen. Es sei nochmals betont, dass hier keine Abundanzdaten eingingen, die analysierten Gruppierungen beruhen allein auf den

³⁴ Sedimentproben mit Probennummern bis 406 wurden vor dem Winterhochwasser, 407 und folgende wurden nach Beginn der erhöhten Schüttung genommen.

Hypothese zu prüfen, ob ein erheblicher Aspekt der Nematodenbesiedlung durch den zeitlichen Abstand von der letzten größeren Störung durch ein Hochwasser beschrieben werden könnte, wurde als hypothetische Variable eine hyperbolische Funktion eingeführt, die als "Flut_seit" bezeichnet wurde, zwischen 0 (direkt nach dem Hochwasser) und 1 (Klimaxstadium, Flutereignis liegt sehr weit zurück) variiert und in Abb. 54 dargestellt ist.

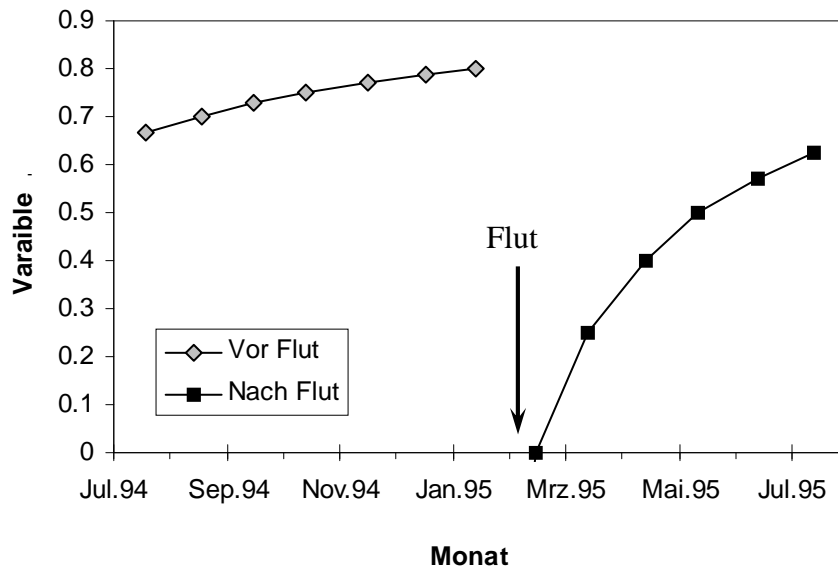


Abb. 54 Hypothetische erklärende Variable "Flut_seit", auf einer hyperbolischen Funktion basierend und starke Änderungen der Lebensgemeinschaft kurz nach einer Störung und schwache mit größerem zeitlichen Abstand voraussetzend.

Bei Verwendung dieser Variable als Abszisse werden die beiden Zeitabschnitte vor und nach dem Flutereignis in umgekehrter Reihenfolge aneinandergereiht interpretiert.

Die PCA (und CA) wurde in mehreren Varianten in Bezug auf die Anzahl der berücksichtigten Proben ($n = 46$ bis $n = 94$) und die Nutzung der Daten aller Stadien oder nur der Adulten durchgeführt.

Für eine erste Einschätzung wurde eine PCA aus den Abundanzdaten der 46 Proben berechnet, von denen aus Teilproben Sedimentparameter bestimmt worden waren. Anschließend wurden auch solche Proben eingeschlossen, die in unmittelbarer Nähe der physikochemisch bearbeiteten Proben gesammelt worden waren und sich optisch und taktil nicht erkennbar von den ersteren unterschieden und denen Sedimentparameter der benachbarten Proben zugeordnet wurden ($n = 94$). Weiterhin wurde eine separate PCA nur aus den vor der Flut im Unterlauf gesammelten Proben berechnet ($n = 24$) und schließlich wurden einige Analysen wiederholt unter Ausschluss von vier stark von den übrigen abweichenden Proben ($n = 42$ bzw. 90), deren starker Einfluss auf die ermittelten latenten Variablen möglicherweise andere Muster überdeckte.

Von der Gesamtvarianz konnten nur erhebliche Anteile durch die Ordinationsmodelle erfasst werden. Das unimodale Modell der Correspondence-Analyse (CA) wurde nur mit einer Variante berechnet (94 Proben, alle Stadien). Da beim direkten Vergleich der entsprechenden PCA Variante mit diesen CA-Ergebnissen der erfasste Anteil der Varianz bei

der CA erheblich geringer war, wurden keine weiteren unimodalen indirekten Analysen durchgeführt. Einen Überblick über die Ergebnisse gibt Tab. 29.

Tab. 29 Erklärte Varianz von PCA- und CA-Analysen für verschiedene Nematodendatensätze

PCA		Varianz erfasst in		
		Achse 1	Achsen 1+2	Achsen 1-4
Sedimentparameterproben n = 46	Alle Stadien	28,2	43,1	55,9
	Nur Adulte	21,8	36,3	52,4
Alle Proben n = 94	Alle Stadien	20,9	34,3	45,6
	Nur Adulte	16,2	29,9	42,7
Sedimentparameterproben ohne Ausreißer n = 42	Alle Stadien	12,8	21,6	33,8
	Nur Adulte	18,4	32,5	46,9
Alle Proben ohne Ausreißer n = 90	Alle Stadien	19,7	32,5	42,7
	Nur Adulte	16,4	29,2	40,5
Alle Proben des Unterlaufes, vor Flut, n = 24	Alle Stadien	32,3	46,1	59,9
	Nur Adulte	16,2	29,9	42,7
CA		Varianz erfasst in		
		Achse 1	Achsen 1+2	Achsen 1-4
Alle Proben n = 94	Alle Stadien	10,4	15,8	24,8
	Nur Adulte	8,2	13,4	23,4

Die Analysen mit allen Proben, für die überhaupt Sedimentparameter angegeben werden konnten (auch wenn diese nur bei einer Teilmenge die Daten aus den Proben selbst stammten), waren weniger scharf als die Analysen mit den Teilmengen der Sedimentparameterproben. Hier bedeuteten mehr Daten anscheinend nicht klarere Zusammenhänge. Es ist zu beachten, dass dies nicht an der mangelnden Qualität der zugeordneten Sedimentdaten liegen kann, da diese hier gar nicht in die Analyse eingehen. Die Auswahl beeinflusst erst bei dem anschließenden Vergleich der Ergebnisse der PCA mit gemessenen Parametern den möglichen Grad der Korrelation. Bei der Frage, ob die Zuordnung Juveniler zu Arten die Analyse beeinträchtigt oder die enthaltenen Fehlzuordnungen durch die größeren Abundanzen mehr als aufgewogen wurden, waren die Ergebnisse eindeutig. Sowohl bei CA als auch bei PCA waren die kumulierten Anteile der Varianz der Arten pro Achse höher, wenn alle Stadien eingeschlossen wurden, als wenn nur weniger, aber sicherer bestimmte Individuen berücksichtigt wurden.

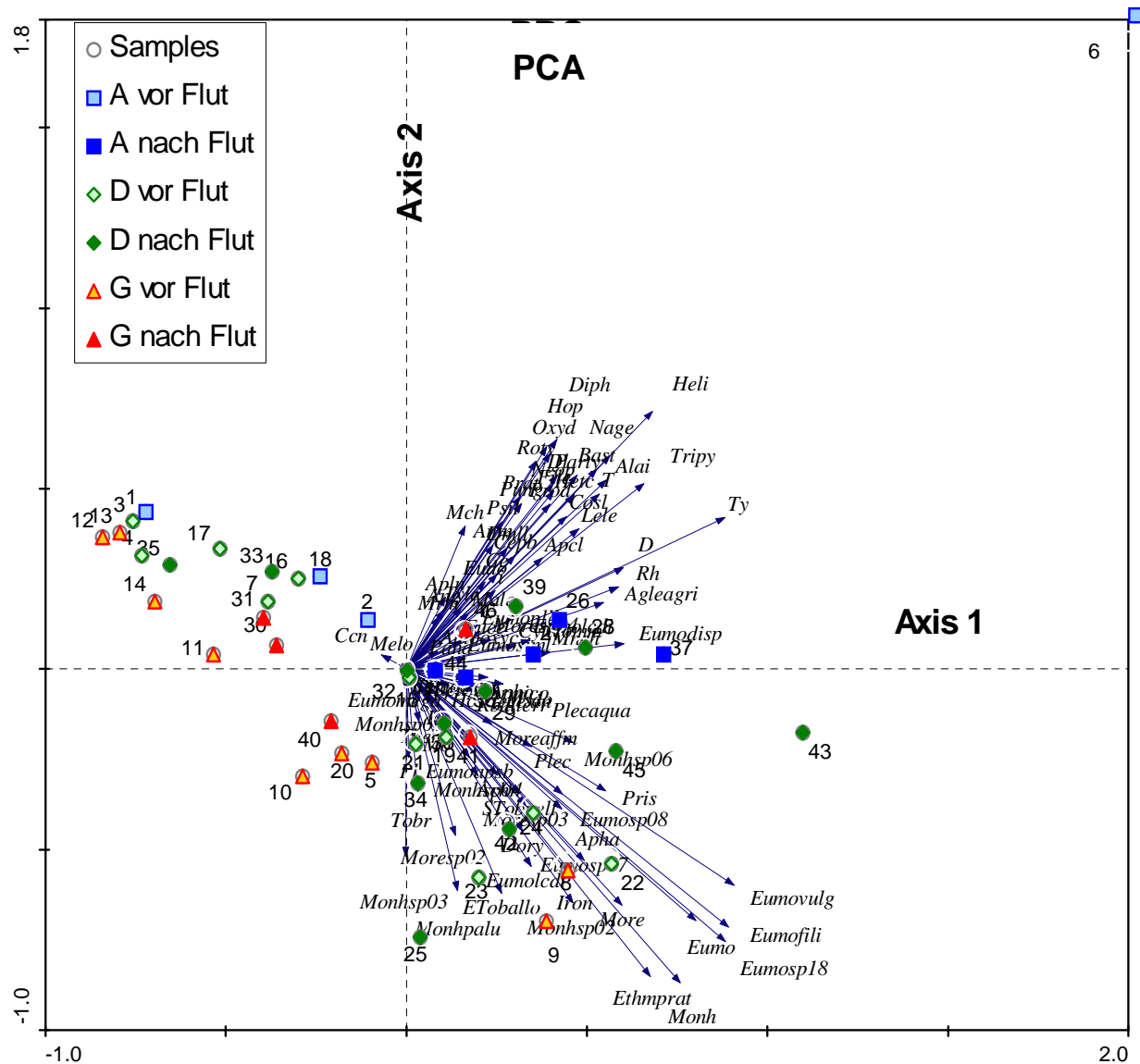


Abb. 55: PCA-Biplot 1, berechnet aus 46 Sedimentparameterproben; Abundanzdaten aller Stadien. Mit der ersten Achse (latente Variable, Hauptkomponente) konnten 28,2% der Gesamtvariabilität erfasst werden, in den ersten beiden (hier dargestellten) zusammen 43,1%, und in den ersten vier 55,9%. (Focus on inter-sample distances)

Mit den 46 Proben, für die auch Sedimentparameter bestimmt worden waren, konnten zwei Hauptgruppen unterschieden werden: Einerseits die Tylenchina, welche auch viele vorwiegend terrestrische Arten enthalten, die im ersten Quadranten dargestellt wurden, andererseits die meisten der dominanten aquatischen Arten im zweiten Quadranten (Abb. 55). Eine weitergehende Interpretation erfolgt zusammen mit der Darstellung der Ergebnisse der gleichen Analyse, wiederholt mit 94 Proben.

Die auf 94 Proben und allen Stadien basierende Analyse erfasste zwar etwas geringere Anteile der Gesamtvarianz pro Achse, bei der höheren Probenzahl wurde jedoch die Anordnung derselben deutlicher, weswegen eine Variante dieser Analyse ebenfalls dargestellt sei (Abb. 56), wieder mit den Proben farblich differenziert nach Probenstelle und Zeitraum. Es war festzustellen, dass bei den verschiedenen Teilmengen (alle Stadien oder nur Adulte, 94

55 und Abb. 56 als Probe 6 im ersten Quadrant weit außerhalb des Zentrums abgebildet). Viele abundante Monhysteriden scores wurden im zweiten Quadranten zusammen mit *Epitobrilus allophysis* und *Semitobrilus pellucidus* ("EToballo" + "STobpell") abgebildet, was auf ähnliche Vorkommensschwerpunkte hinweist. Innerhalb der Monhysteriden lagen *Monhystera paludicola* und *Monhystera* sp. 3 immer weiter links als *Eumonhystera* sp. 18 (= *breitenbachi*) und *Eumonhystera filiformis*. Allerdings unterschieden sich sowohl die Monhysterida-Arten als auch die beiden häufigen *Tobrilus* s.l. - Arten weitergehend in ihrer Verteilung, was durch diese PCA-Läufe nicht erfasst wurde – zumindest nicht in den ersten beiden hier dargestellten Achsen.

Bei diesen Ergebnissen fällt weiterhin auf, dass es auf der ersten Achse praktisch keine negativen Werte gab, nur *Meloidogyne* und *Heterorhabditis* hatten leicht negative "species scores". Hinter der Achse 1 müssen sich also Parameter verbergen, welche die Abundanzen aller Arten positiv beeinflussen. Dieses Ergebnis wurde prinzipiell auch erhalten, wenn andere Teilmengen der gleichen Grundgesamtheit analysiert wurden.

Hinsichtlich der Verteilung der Proben war festzustellen, dass die Probenstellen nicht deutlich separiert wurden; dennoch gab es Gruppierungen und auch Verschiebungen im Zusammenhang mit dem Flutereignis. Diese waren erwartungsgemäß am geringsten im Oberlauf, der durch das Flutereignis am wenigsten umgeformt wurde. Proben des Mittel- und Unterlaufes waren generell vor dem Flutereignis mehr im negativen, nach dem Flutereignis mehr im positiven Bereich der Achse 2. Probe 6 (Oberlauf, vor dem Flutereignis) wurde in beiden Analysen ganz weit abseits von den übrigen, in der äußersten Ecke des ersten Quadranten abgebildet. Sie wies mit Abstand die höchsten Abundanzen auf und ist eine der vier Proben, die bei einigen Analysevarianten herausgenommen wurde, da sie die Modelle übermäßig zu dominieren schien (s.u.). Näheres zur Wahl dieser Proben siehe Diskussion.

Um abzuschätzen, in wie weit gemessene Sedimentparameter mit den frei berechneten latenten Variablen der Achsen 1 und 2 in Beziehung stehen, wurden im Anschluss an die PCA die aus den Abundanzdaten berechneten "sample scores" mit ausgewählten gemessenen Umweltvariablen (vgl. Tab. 22) korreliert (Berechnung der Korrelationskoeffizienten nach Pearson und deren einseitige Signifikanz). In diesen weiter unten folgenden Korrelationstabellen Tab. 31 und Tab. 32 wurden die Werte (Korrelationskoeffizienten und Signifikanzen) nach folgenden Regeln farblich markiert (Tab. 30):

Tab. 30 Farbkennzeichnung der Korrelationskoeffizienten und Signifikanzen der folgenden Tabellen

	Nicht signifikant	Signifikant	Hochsignifikant	
Korrelationskoeffizient	>-0,25 und <0,25	> ±0,25	> ±0,35	> ±0,45
einseitige Signifikanz	p > 0,05	p ≤ 0,05	p ≤ 0,01	p ≤ 0,001

Tab. 31 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores). 46 Proben
Nematodenabundanzen aller Stadien, nur Proben mit eigenen Sedimentparameterwerten
berücksichtigt. Erklärung der Farbmarkierungen siehe Tab. 30. Zugehörige Analyse: Vgl. Abb. 55

	Termin	Korn Median	Korn <0,18mm	75% Quant #	Spez. Gewicht	Wasser- gehalt	Mikrob. Akt.	Org. Mat.	Flut_Vor _Nach	Flut_seit	Ort ordinal
Sample: AX1											
Korrelationskoeffizient	-0,224	-0,352	0,6719	0,1122	-0,609	0,7117	0,4961	0,5936	-0,3376	0,3316	0,7384
gültige Fälle	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
einseitige Signifikanz	0,0675	0,0083	2E-07	0,229	4E-06	1E-08	0,0002	7E-06	0,0109	0,0122	2E-09
Sample: AX2											
Korrelationskoeffizient	-0,68	0,1613	-0,0091	-0,149	-0,177	0,2568	0,5363	0,4624	-0,5485	0,3037	0,14
gültige Fälle	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
einseitige Signifikanz	1E-07	0,1422	0,4762	0,1609	0,1193	0,0424	6E-05	0,0006	4E-05	0,0201	0,1766

Zwischen den sample scores und einigen gemessenen Parametern bestanden deutliche Zusammenhänge. Diese variierten jedoch in Abhängigkeit von der Berechnungsgrundlage, also je nachdem, ob die PRC auf 46 Proben (Tab. 31) oder auf 94 (Tab. 32) basierte oder nur Adulte oder alle Stadien auswertete. Der Grad der Korrelation mit den verschiedenen Sedimentparametern variierte erheblich, gleichzeitig bestanden oft signifikante lineare Zusammenhänge mit verschiedenen Sedimentparametern und derselben Achse, auch wenn diese Sedimentparameter untereinander nicht immer deutlich korreliert waren.

Tab. 32 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores) : 94 Proben
Abundanzen aller Stadien, auch Proben mit zugeordneten Sedimentparameterwerten, s. Abb. 56

	Termin	Korn Median	Vol. <0,18mm	75% Quant #	Spez. Gewicht	Wasser- gehalt	Mikrob. Akt.	Org. Mat.	Flut Vor Nach	Flut_seit	Ort ordinal
Sampl:AX1											
Korrelationskoeffizient	0,260	0,190	-0,031	0,203	0,118	-0,056	-0,191	-0,199	0,114	0,08	-0,304
gültige Fälle	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94
einseitige Signifikanz	0,006	0,034	0,3835	0,025	0,128	0,296	0,033	0,027	0,136	0,222	0,001
Sampl:AX2											
Korrelationskoeffizient	0,175	0,440	-0,623	-0,215	0,488	-0,52	-0,366	-0,431	0,409	-0,489	-0,613
gültige Fälle	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94
einseitige Signifikanz	0,046	4E-06	1E-11	0,019	3E-07	4E-08	0,0001	7E-06	2E-05	3E-07	3E-11

Bei den Ergebnissen der Tab. 32 fällt auf, dass die erste Achse keine hochsignifikanten Korrelationen mit einem Sedimentparameter aufwies; die stärksten Korrelationen bestanden zwischen den unspezifischen ordinalen Variablen Termin (Datum der Probennahme als Ziffer 1-13) und Ort (Probenstelle als Ziffer 1-3), welche beide allgemeine Probencharakteristika erfassen, aber nicht die spezifischen Unterschiede von Probe zu Probe. Die Unvereinbarkeit der Korrelierbarkeiten der beiden Analysen (auf 46 oder 94 Proben basierend und dargestellt in Tab. 31 und Tab. 32) bei ansonsten identischer Analyse und sogar weitgehend übereinstimmenden Gruppierungen der Arten im Koordinatensystem der latenten Variablen belegt eindeutig, dass keiner der gemessenen Parameter auf die Nematodenbesiedlung eine dominierende Wirkung hatte. Die Fehlerquelle durch die Zuordnung von Sedimentparametern benachbarter Proben zu Proben, die selbst

nicht abiotisch vermessen wurden, war für die eigentliche PCA nicht relevant, da in dieser nur Abundanzdaten, aber keine Sedimentparameter verwendet werden. Erst bei den sekundären Korrelations- und Regressionsanalysen kommt diese Unschärfe zum Tragen. Es ist nicht auszuschließen, dass diese Fehlerquelle die weniger deutlichen Korrelationen der ersten Achse mit Sedimentparametern mit verursacht haben könnte. Die beobachteten Unterschiede werden so interpretiert, dass kein Gradient zwischen der Nematodenbesiedlung und den gemessenen Umweltvariablen bestand, der stets den größten Teil der Varianz erklären konnte, jedoch gewisse Zusammenhänge.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die Beziehungen als Regressionen analysiert. Beispielhaft seien zwei in Tab. 31 als hochsignifikant ermittelte Beziehungen dargestellt, einmal die zwischen Wassergehalt und Achse 1 (Abb. 57) sowie die zwischen mikrobieller Aktivität und Achse 2 (Abb. 58).

Diese Beispiele sind noch solche mit vergleichsweise großer Aussagekraft. Sie zeigen, dass Zusammenhänge zwischen den Abundanzdaten und abiotischen Parametern evident waren und durch die "sample-scores" der PCA auch ein Teil dieser Zusammenhänge erfasst werden kann. Die Lage der Regressionsgerade konnte ebenfalls noch mit hinlänglicher Sicherheit bestimmt werden (95% - Vertrauensbereich der Geraden). Die Streuung der Datenpunkte war allerdings immens (äußerer Vertrauensbereich) und es war generell nicht möglich, aus den gemessenen Umweltparametern die Nematodenbesiedlung zu prognostizieren.

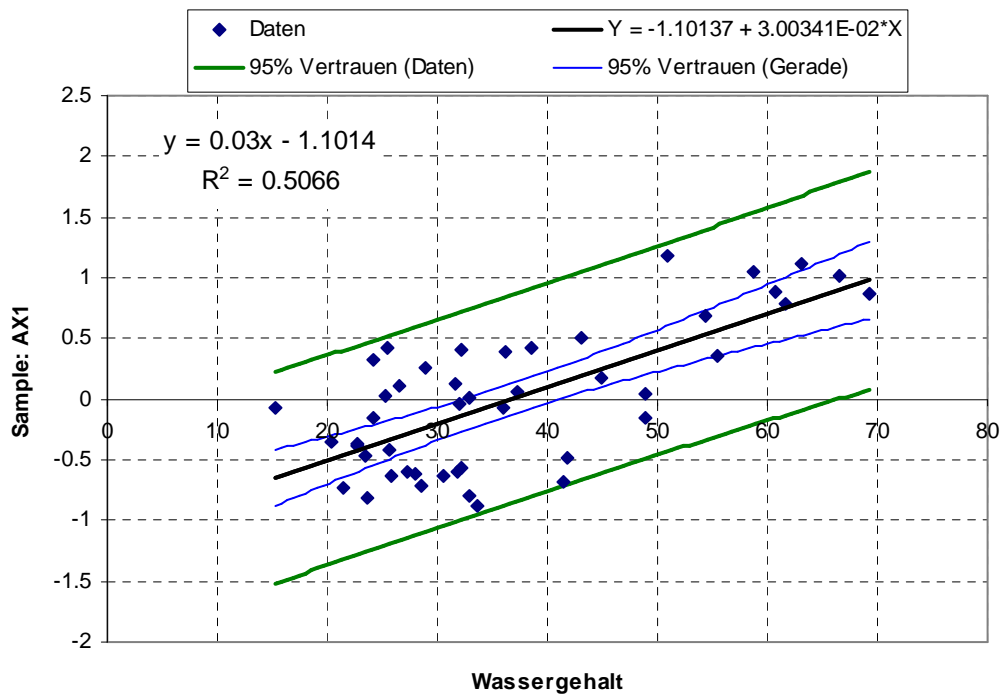


Abb. 57: Regression des Wassergehaltes der Proben mit der Achse 1 der PCA, n = 46, alle Stadien.

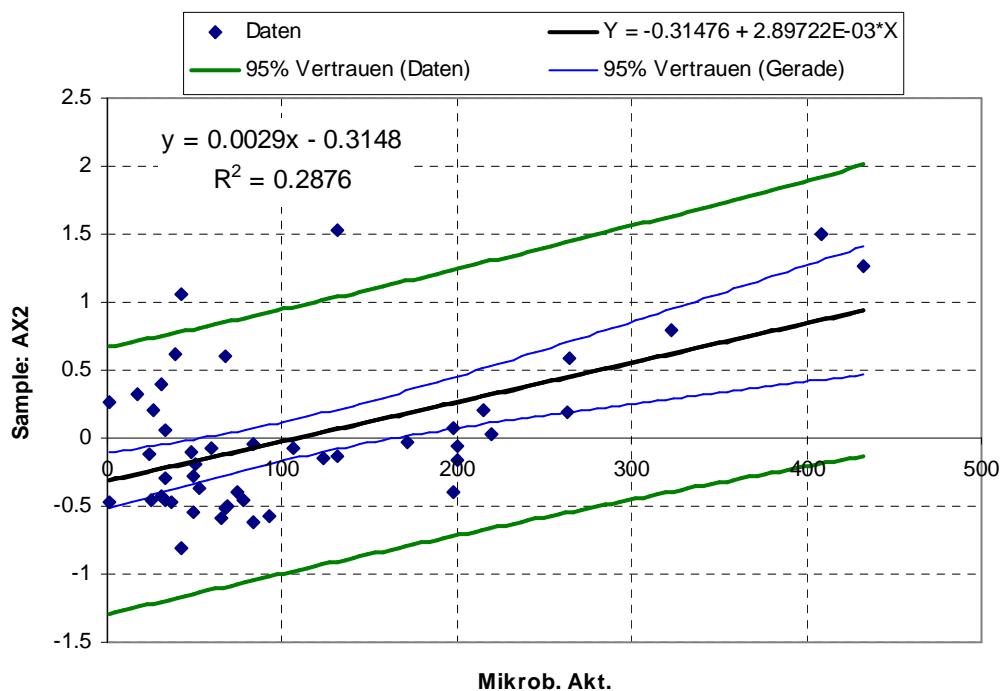


Abb. 58: Regression der mikrobiellen Aktivität mit der Achse 2 der PCA, n = 46, alle Stadien.

In Voruntersuchungen zeigte sich erwartungsgemäß, dass organischer Gehalt und mikrobielle Aktivität stark miteinander korreliert waren (siehe Abb. 9 sowie Tab. 5). Da ein ursächlicher Zusammenhang eher zwischen dem Vorkommen von Bakterienfressern und mikrobiologischer Aktivität als zwischen Bakterienfressern und organischem Gehalt vermutet worden war, bestand die Erwartung, dass der Parameter "Mikrobielle Aktivität" besser mit den Abundanzen korreliert sein sollte als der "organischen Gehalt". Die Ergebnisse der PCA ergaben jedoch etwa gleich gute Korrelationen mit der Nematoden-Lebensgemeinschaft für

beide Parameter. Die Ergebnisse der direkten Methoden bestätigten dagegen eher die ursprüngliche Annahme, Ergebnisse siehe S. 306 ff.

Um zu überprüfen, ob die beobachteten Zusammenhänge vielleicht überwiegend auf einzelne Ausreißerproben zurückzuführen sind, wurden zwei weitere Analysen unter Ausschluss von vier Ausreißerproben wiederholt. Dies waren vier Proben vor dem Flutereignis mit den niedrigsten und höchsten Abundanzen, in Abb. 55 und Abb. 56 als Proben 6, 12, 13 und 14 bezeichnet. Näheres zur Wahl dieser Proben siehe Diskussion.

Die summarischen Ergebnisse Tab. 29 indizieren, dass auf diese Proben tatsächlich ein messbarer Anteil der durch die PCA erfassten Varianz zurückzuführen war. Die graphische Darstellung der ermittelten Variablen ergibt ein deutlich homogeneres Bild und klareres Muster für die Verteilung der Proben (Abb. 59). Die in Abb. 56 ganz links gelegenen Proben sowie die eine in der Peripherie des ersten Quadranten liegende Probe fehlen nun. Wiederum gruppierten sich die Probenstellen des Mittel- und Unterlaufes vor und nach der Flut in deutlich voneinander getrennten Reihen, und wiederum änderten sich die Werte der 2. Achse, (nur dass hier die 2. Achse revers definiert wurde), so dass die monhysteridenreichen Unterlaufproben mit positiven und die tylenchidenreichen Oberlaufproben mit negativen Werten der Achse 2 berechnet wurden. Weiterhin war auch bei dieser Analyse die Nematodenabundanzen mit der Achse 1 positiv korreliert, dieselbe sollte also wieder Umweltparameter zusammenfassen, die positiv mit den Abundanzen praktisch aller Arten korreliert sind.

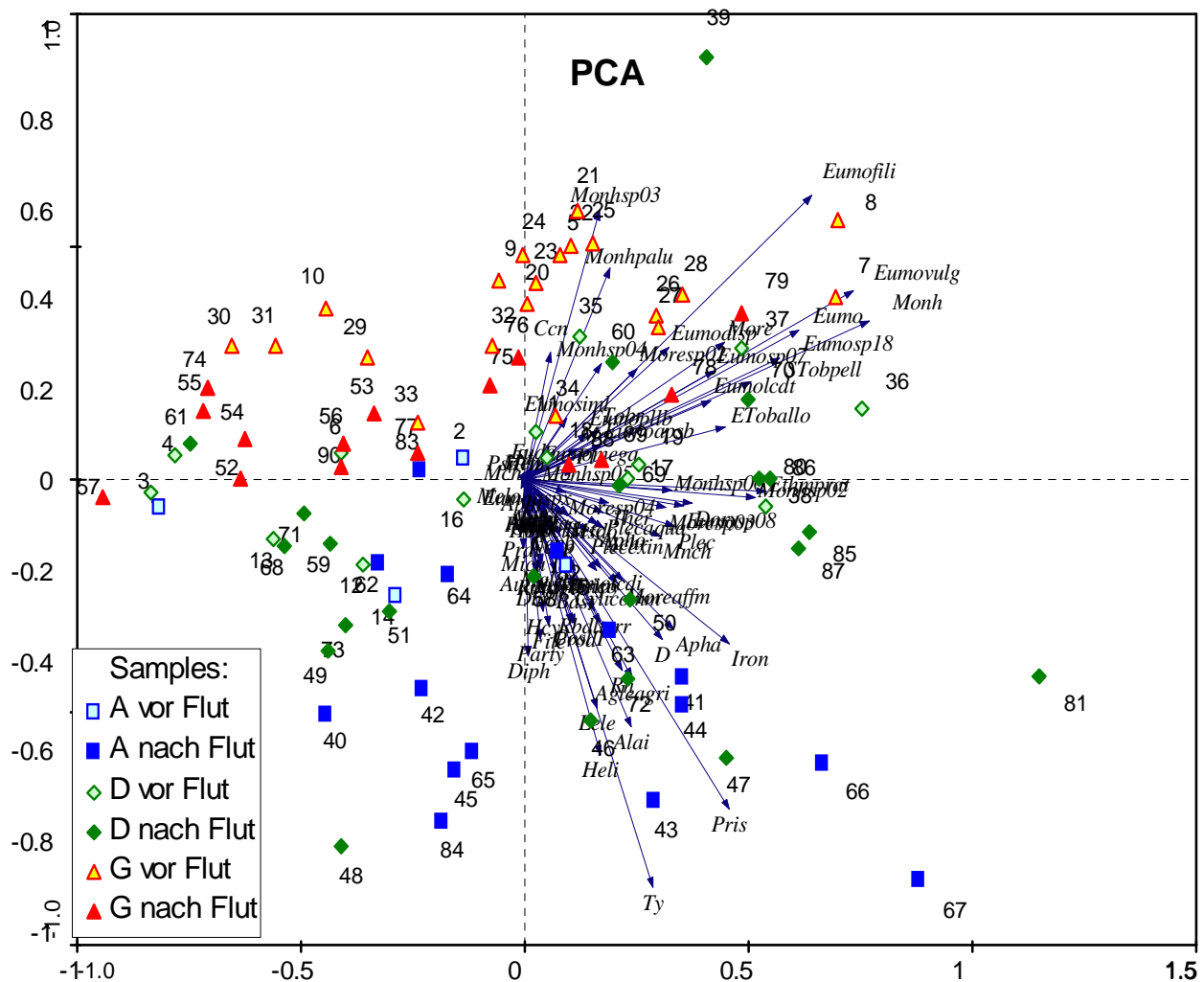


Abb. 59: PCA-Biplot mit allen Sedimentparameter-Proben außer den als Ausreißer definierten ($n = 90$) Sedimentproben differenziert nach Probenstelle und Zeitraum (vor/nach Flut); Abundanzdaten aller Stadien. In der ersten Achse (latenten Variable) konnten 19,7 % der Gesamtvariabilität erfasst werden, in den ersten beiden (hier dargestellten) zusammen 32,5%, und in den ersten vier 42,7%

Wiederum wurde durch Korrelation und Regression der ermittelten "sample scores" mit den gemessenen Sedimentparametern die Nematodenbesiedlung mit den Sedimentparametern in Bezug gesetzt (Tab. 33).

Tab. 33 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA: 90 Proben, ohne Ausreißer
Nematodenabundanzen aller Stadien; Korrelationen pro Achse, vgl. Abb. 59.

	Termin	Korn Median	Korn <0,18mm	75% Quant #	Spez. Gewicht	Wasser- gehalt	Mikrob. Akt.	Org. Mat.	Flut_Vor _Nach	Flut_seit	Ort ordinal
Spec:AX1											
Korrelationskoeffizient	0,201	-0,134	0,222	0,296	-0,051	0,124	0,086	0,056	-0,006	0,218	-0,083
gültige Fälle	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90
einseitige Signifikanz	0,029	0,104	0,018	0,002	0,317	0,122	0,210	0,3	0,479	0,018	0,219
Spec:AX2											
Korrelationskoeffizient	-0,404	-0,211	0,621	0,080	-0,555	0,605	0,615	0,592	-0,577	0,550	0,743
gültige Fälle	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90
einseitige Signifikanz	4E-05	0,023	3E-11	0,227	7E-09	1E-10	6E-11	4E-10	1E-09	1E-08	3E-17

Die "sample scores" der Achse 1 zeigten ohne die Ausreißerproben ebenfalls nur geringe Korrelationen mit gemessenen Sedimentparametern, allerdings spielte bei dieser Variante auch die Probenstelle keine nennenswerte Rolle für die in der ersten Achse erfasste Varianz. Nicht erfasste Umweltvariablen scheinen daher stärker die Struktur der Nematodengemeinschaft zu bestimmen als die gemessenen Sedimentparameter. Der stärkste Zusammenhang wurde noch mit dem auf Partikelanzahlen (daher "#") basierenden 75%-Quantil ermittelt, das ein Maß für das Vorhandensein der kleinsten Partikel (3-5 µm Durchmesser) ist und wenig korreliert war mit den volumenbasierten Kennwerten für die Korngrößenverteilung. Dieser Zusammenhang war positiv, was bedeutet, dass in Proben mit eher weniger Partikeln in den beiden feinsten Fraktionen (< 2µm und 2-5 µm) - also mit insgesamt größeren Partikeln - höhere Besiedlungsdichten beobachtet wurden als in solchen mit mehr feinen Partikeln. Siehe Diskussion.

Da die in Achse 1 dargestellte erste latente Variable immer so gebildet wird, dass sie einen maximalen Anteil der Varianz erfasst, was im Prinzip auch für die zweite gilt, nur mit der Einschränkung, dass sie senkrecht zu der ersten stehen muss und infolgedessen mit jener nicht korreliert ist, indizieren diese Ergebnisse dreierlei:

- Die deutlichen Gradienten, die in der ersten PCA mit 46 Proben ermittelt wurden, sind zu einem hohen Grad auf die abweichende Besiedlung einiger weniger Proben zurückzuführen.
- Die positive Korrelation zwischen Achse 1 und dem "75%-Quantil #" [µm Korndurchmesser] indiziert höhere Besiedlungsdichten in Proben mit weniger mineralischen Feinpartikeln. Dies stützt Traunspurgers (pers. Mittlg.) Hypothese, wonach hohe Anteile von Partikeln zwischen 2 und 5 µm Durchmesser die Nahrungsaufnahme bakterienfressender Nematoden behindern könnten; siehe Diskussion.
- Es muss weitere komplexe Zusammenhänge zwischen Nematodenbesiedlung und Umweltvariablen geben, die in der Achse 1 ohne Ausreißerproben erfasst wurden, die durch die gemessenen Sedimentparameter allein jedoch nicht erklärt werden können.

Der letztgenannte Punkt spiegelt vermutlich auch wider, dass die Zusammenhänge zwischen Umwelt und Nematodenbesiedlung nicht an allen Standorten und zu allen Zeiten gleich waren. Eine deutlich von den anderen Proben differenzierbare Gruppe stellen die im Unterlauf und vor dem Flutereignis gesammelten Proben dar, in denen aufgrund der

Beobachtungen bei den einzelnen Arten für die meisten ein negativer Zusammenhang zwischen den Individuenzahlen einerseits und dem Gehalt organischen Materials bzw. der mikrobiellen Aktivität andererseits bestand. Dies galt nicht bei anderen Proben, wo beide Parameter allerdings auch deutlich niedriger waren. Daher wurde als letzte indirekte Variante eine nur auf dieser Teilmenge der Proben basierende PCA berechnet ($n = 24$, davon 11 Proben, von denen Sedimentparameter gemessen wurden, bei den übrigen Zuordnung derselben). Summarische Ergebnisse siehe Tab. 29.

Die ermittelten latenten Variablen unterschieden sich von den Analysen aller Proben deutlich. Diese Ergebnisse sollen hier ebenfalls graphisch dargestellt werden (Abb. 60). Es wurde Variante 1 (alle Stadien) ausgewählt, da diese höhere Anteile der Varianz erklären konnte als die nur auf Adulten basierende Variante.

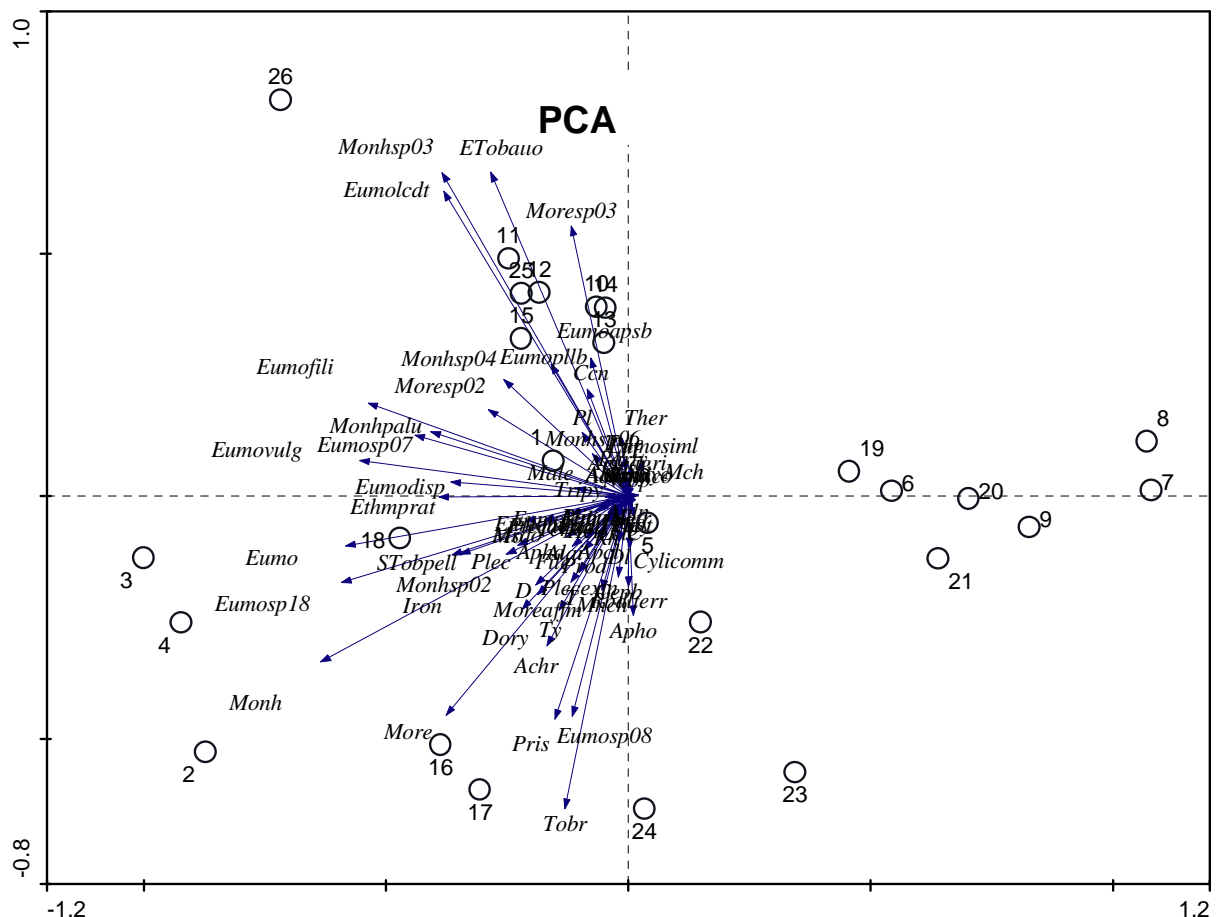


Abb. 60 Biplot der separaten PCA der Proben des Unterlaufes, genommen vor dem Hochwasser. Alle Stadien ausgewertet. Artvektoren (species scores) als Pfeile dargestellt, Proben (sample scores) als Kreise ($n = 24$).

Die latenten Variablen lagen hier anders als bei den zuvor beschriebenen Analysen. Zwischen Achse 1 und den Abundanzen praktisch aller Arten bestand ein negativer Zusammenhang. Die sieben Proben rechts, im zentralen Bereich der Ordinate und im positiven Abschnitt der Abszisse liegend, waren individuenarme Proben mit vorwiegend reduzierendem Milieu, sehr feinen Korngrößen, hohen organischen Gehalten und hoher mikrobieller Aktivität, in denen ausnahmslos sehr niedrige Individuenzahlen beobachtet wurden, so dass davon auszugehen ist, dass Achse 1 einen Teil dieses Gradienten erfasst. Die

in der Gesamtanalyse der Abb. 56 recht deutlich von anderen Gruppen getrennten Tylenchidae traten im Unterlauf kaum auf und konnten folglich für die latenten Variablen hier keine wesentliche Rolle spielen, sie sind im zentralen Bereich des biplots zu finden. Damit fiel die erste prinzipielle Differenzierung zwischen Tylenchina und "Nicht-Tylenchina" der Analyse aller Proben in dieser Analyse weg; an ihre Stelle trat als dominierende latente Variable der oben beschriebene negative Zusammenhang zwischen Abundanzen und Achse 1.

Tab. 34 Korrelation zwischen Sedimentparametern und PCA (sample scores), nur Unterlauf Nematodenabundanzen aller Stadien; 24 Proben des Unterlaufes vor der Flut, vgl. Abb. 60

	Termin	Korn Median	Vol. <0,18mm	75% Quant #	Spez. Gewicht	Wasser- gehalt	Mikrob. Akt.	Org. Mat.	Flut_seit
Spec:AX1									
Korrelationskoeffizient	-0,288	0,1938	-0,309	-0,211	0,2768	-0,32	0,6384	0,5325	-0,258
gültige Fälle	24	24	24	24	24	24	24	24	24
einseitige Signifikanz	0,0865	0,1821	0,0711	0,1615	0,0952	0,0638	0,0004	0,0037	0,1121
Spec:AX2									
Korrelationskoeffizient	0,6727	0,0839	-0,157	-0,501	-0,049	0,2078	-0,379	-0,434	0,703
gültige Fälle	24	24	24	24	24	24	24	24	24
einseitige Signifikanz	0,0002	0,3484	0,2316	0,0063	0,4102	0,165	0,034	0,0171	6E-05

Da die latente Variable der Achse 1 mit der mikrobiellen Aktivität gut korreliert ist (Tab. 34), scheint in diesen Proben des Unterlaufes ein negativer Zusammenhang zwischen der Nematodenbesiedlung und mikrobieller Aktivität zu bestehen. In Achse 2 dieser Analyse konnten weiterhin Gruppen differenziert werden, die in der Analyse aller Proben zumindest auf der ersten und zweiten Achse nur in einen gemeinsamen Bereich projiziert wurden. So fallen z.B. Unterschiede der beiden häufigen Tobriliden auf, insbesondere bezüglich ihrer Zuordnung auf der zweiten Achse, was als ein Hinweis auf unterschiedliche Einnischung gedeutet werden kann. Wieder lagen *Monhystera* sp. 3 (Mohsp03) und *Epitobrilus allophysis* (EToballo) nahe zusammen, während die Vektoren von *Eumonhystera* sp. 18 (Eumosp18 = *E. breitenbachi*) und *Semitobrilus pellucidus* (STobpell) ein anderes Paar darstellen, deren Vektoren auch bei verschiedenen Varianten meist in die gleiche Richtung wiesen, wobei *S. pellucidus* generell mehr im Zentrum dargestellt wurde.

Zusammenfassung der Ergebnisse indirekter Methoden

- Es bestanden generell Muster in der Nematodenbesiedlung, die durch indirekte multivariate Analysen erfasst werden konnten.
- Die lineare Methode (PCA) konnte größere Anteile der Varianz erfassen als die unimodale (CA).
- Analysen, die auf den Abundanzen aller Stadien basierten, waren generell schärfer als solche, die nur die Abundanzen Adulter analysierten.
- Wiederholungen der Analysen mit verschiedenen Teilmengen der gleichen Grundgesamtheit der Proben (46 oder 94 Proben) resultierten in vergleichbaren latenten Variablen und Gruppierungen der Arten.

- Wiederholung der Analysen mit unterschiedlichen Grundgesamtheiten, also unter Ausschluss von Ausreißerproben ($n = 42$ oder 90) oder nur mit Proben des Unterlaufes, $n = 24$) ergaben andere latente Variablen, was indiziert, dass erhebliche Anteile der Varianz auf wenige Proben zurückzuführen sind, weiterhin, dass in unterschiedlichen Zeitabschnitten und an verschiedenen Probenstellen unterschiedliche Zusammenhänge zwischen Abundanzen und Umweltvariablen zu bestehen scheinen. Der Probenumfang erlaubte jedoch nur sehr begrenzt die Analyse dieser verschiedenen Zusammenhänge.
- Nachgeschaltete Korrelationsanalysen ermittelten signifikante Zusammenhänge zwischen den berechneten latenten Variablen und vielen Umweltvariablen, ohne dass einer eine herausragende Bedeutung zukäme.

6.2.6.4.2 Direkte Methoden: Redundancy Analysis (RDA) und Canonical Correspondence Analysis (CCA)

Auch die direkten Ordinationsverfahren RDA und CCA, bei denen die Umweltvariablen direkt in die Analyse eingehen, wurden auf verschiedene Datensätze der Nematoden angewendet. Diese basierten wiederum entweder auf den Abundanzen nur adulter Individuen, oder auf denen aller Stadien, weiterhin entweder nur von den 46 Proben von denen selbst die Sedimentparameter bestimmt wurden, oder auch von solchen, denen Sedimentparameterwerte von benachbarten Proben zugeordnet wurden, die optisch und taktil vergleichbar schienen.

Bei ersten Probeläufen zeigte sich wiederum,

- A. dass die Zuordnung der Juvenilen die Schärfe der Analyse nicht beeinträchtigte
- B. dass die Analyse mit nur 46 physikochemisch untersuchten Proben einen höheren Anteil der Varianz erklären konnte als die mit den benachbarten Proben, von denen zwar ebenfalls Nematoden, aber nicht die Sedimentparameter bestimmt worden waren.

Dies bestätigte die Befunde der indirekten Analysen, weswegen die im folgenden beschriebenen Analysen, bei denen verschiedene Parameter als Umweltvariablen kombiniert wurden, generell mit allen Stadien, aber nur aus 46 Proben berechnet wurden.

Eine Übersicht über die Anteile erklärbarer Varianz bei unterschiedlichen Kombinationen von Umweltvariablen gibt Tab. 35.

In einer ersten Variante wurden 9 Umweltvariablen und insgesamt 16 Dummy-Variablen, drei für die Probenstellen und 13 für die Probentermine verwendet, von denen letztere als Kovariablen definiert wurden. Die summarischen Ergebnisse über die erfasste Varianz pro Achse sind in Tab. 35 zusammengefasst, weiterhin ist exemplarisch ein "Biplot" der RDA aufgeführt (Abb. 61). Diese Darstellung beruht auf einer Berechnung mit "Focus on inter species distance", die Koordinaten der species scores eingeblendet, die der sample scores ausgeblendet, die Probenahmetermine ("dummy") als Kovariablen.

Tab. 35 Direkte Methoden RDA und CCA: Übersicht über die erfasste Varianz pro Achse
Zusammenfassung der wichtigsten durchgerechneten Varianten. 46 Proben und Abundanzdaten aller Stadien, falls nicht anders spezifiziert

	Umwelt- variablen	Kovari- ablen	Supplem Variable	Erklärte Varianz [%]		Davon erfasst in			Sign.	Kommentar
	Anzahl gemessene	Zeit (Dummy)	Ort (Dummy)	Kovariablen Zeit	Spezies- Umwelt	Achse 1	Achsen 1+2	Achsen 1–4	P Achse 1	
CCA	n = 12*	n = 13	–	31,8	28,4	34,8	48,7	69,0	0,002	
RDA	n = 12*	n = 13	–	32,4	29,6	42,2	63,5	84,6	0,032	Abb. 61
CCA	n = 9*	n = 13	n = 3	36,4	18,0	24,6	44,2	71,1	0,134	n = 42 (keine Ausreißer)
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			36,4	8,9	39,0	57,3	65,9	n.a.	
RDA	n = 9*	n = 13	n = 3	40,8	16,7	35,0	54,9	81,1	0,168	n = 42 (keine Ausreißer)
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			40,8	8,9	33,8	48,8	67,9	n.a.	
CCA#	n = 9*	n = 13	–	29,2	21,6	39,0	56,2	79,0	0,002	Nur Adulte
CCA	n = 9*	n = 13	n = 3	31,8	23,0	41,5	56,0	78,4	0,002	Abb. 62
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			31,8	10,6	50,6	69,6	79,0	n.a.	
RDA#	n = 9*	n = 13	–	31,4	21,1	47,7	72,3	87,6	0,030	Nur Adulte
RDA	n = 9*	n = 13	n = 3	32,4	22,9	48,6	73,3	89,1	0,038	Abb. 63
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			32,4	10,9	51,3	54,3	79,9	n.a.	
CCA	n = 4	n = 13	n = 3	38,8	17,1	54	71,9	98,6	0,002	Abb. 64
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			31,8	10,6	50,0	63,2	78,2	n.a.	Abb. 65
RDA	n = 4	n = 13	n = 3	32,4	18,9	55,9	84,5	100	0,0140	Abb. 66
	Für suppl. env. Variabl. (Ort) α .			32,4	10,9	50,5	55,5	78,6	n.a.	
CCA	n = 3+	n = 13	–	31,8	10,6	68,5	100	100	0,002	"Ort" als erklärende Umweltva- riable "env."
RDA	n = 3+	n = 13	–	32,4	10,9	74,3	100	100	0,002	

* Sobald die Zeit als Kovariable definiert war, hatten zwei der neun Umweltvariablen ("Flut seit" und "Flut vor-nach") vernachlässigbar kleine Varianz (da die durch sie abgedeckte Varianz bereits durch die Kovariable Zeit erfasst wird) und wurden von CANOCO bereits im Vortest ausgeschlossen.

+ Hier die drei zuvor als supplementäre Variablen verwendeten Probenstellenvariablen als erklärende "env." Variablen, die gemessenen Sedimentparameter gar nicht verwendet.

α Bei der Verwendung supplementärer (passiver) Variablen gibt Canoco eine zweite Zusammenfassung aus für die erklärten Anteile, die durch das mit den übrigen Umweltvariablen berechnete Modell erfasst werden, wenn die supplementären Variablen à posteriori in das bestehende Koordinatensystem projiziert werden.

Abundanzdaten nur der Adulten (Parameter der Analyse wie in der jeweils folgenden Zeile).

Diese Variante wurde unter Missachtung der Regel berechnet, dass man generell von mehreren miteinander korrelierten Umweltvariablen jeweils nur eine in der Analyse verwendet, da ansonsten die verschiedenen Variablen gewissermaßen um Anteile der Varianz miteinander konkurrieren, was die Aussagekraft der Analyse schwächen kann (Ter Braak

1996a). Der Regressionskoeffizient bzw. hier der kanonische Koeffizient kann bei zu starker Korrelation mit anderen Umweltvariablen instabil werden und nicht mehr interpretierbar sein (Ter Braak & Šmilauer 2002).

Eine Kenngröße für Kovarianz ist der Varianz Inflations-Faktor (VIF) (nach Montgomery & Peck, 1982, zitiert in Ter Braak & Šmilauer, 2002), der für jede Umweltvariable berechnet wird. Ist der VIF > 20, so ist die betreffende Variable fast vollständig mit anderen Variablen korreliert und hat keinen nennenswerten eigenen Beitrag zu der Regressionsgleichung. Im vorliegenden Beispiel wurden VIF-Werte 28,9 und 40,3 für das Spezifische Gewicht und den Organischen Gehalt berechnet allerdings waren auch die Parameter Mikrobielle Aktivität und der Wassergehalt stark mit anderen Parametern kreuzkorreliert, während die Dummy-Variablen für die Probenstellen (Oberlauf, Mittellauf, Unterlauf) substantiell zur Berechnung des Modells beitrugen.

In den vorliegenden Fällen scheint das Problem instabiler Analysen jedoch nur eine untergeordnete Rolle gespielt zu haben, und da die Analysen direkte Hinweise darauf gaben, welche Umweltvariablen mit ähnlichen Änderungen der Nematoden-Lebensgemeinschaft einhergehen, seien sie hier als erster Schritt dargestellt. Die RDA (Abb. 61) demonstriert, wie die Vektoren der Probenstellen in die Richtung weisen, in denen die stärksten Gradienten der entsprechenden Sedimentparameter auftreten. Es zeigt auch, dass die Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt im Unterlauf war, auch zutreffend in der Richtung desselben abgebildet

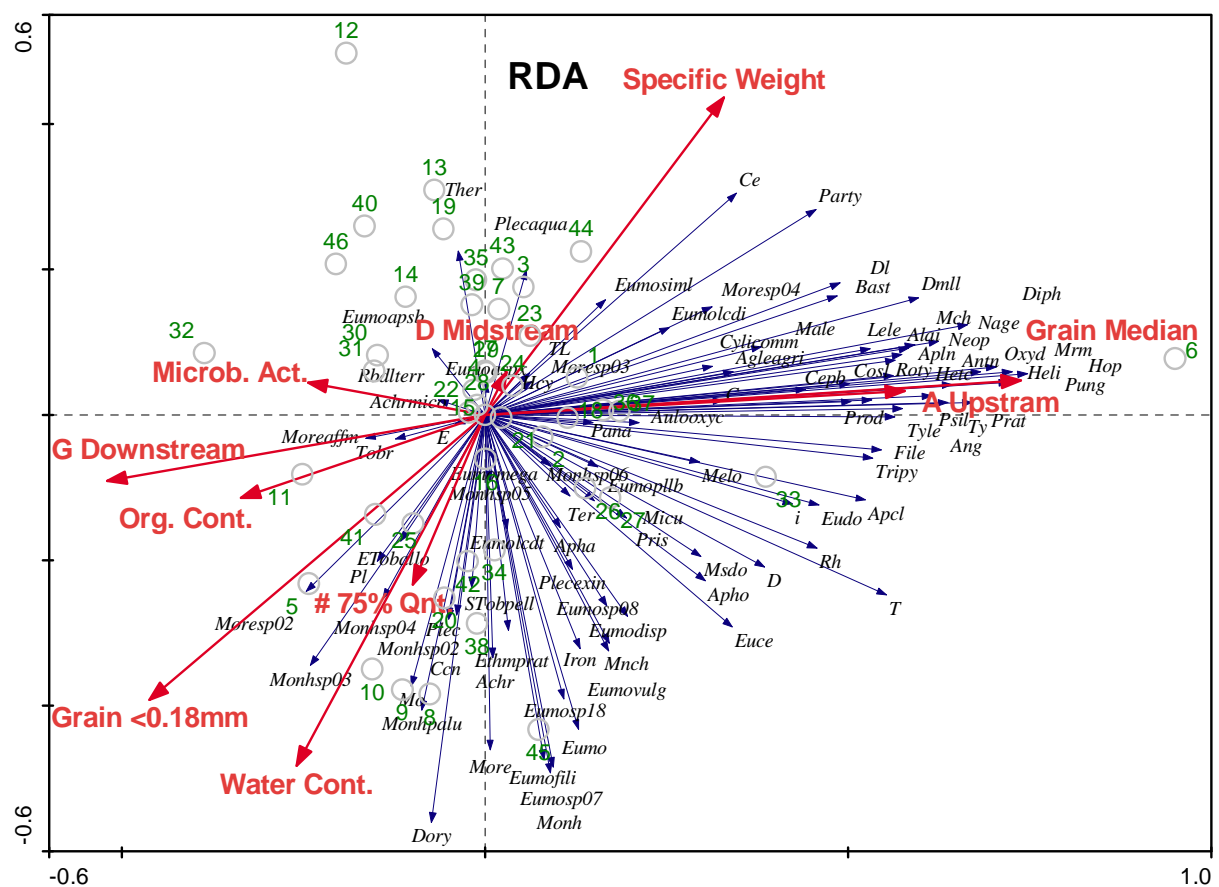


Abb. 61 RDA Triplot mit 10 definierenden Umweltvariablen, darunter 3 Probenstellen als "Dummies"

werden. Auch sonst waren wie bei den indirekten Analysen wieder typische Gruppen von Arten zu beobachten, die anscheinend ähnliche Habitatansprüche haben, obwohl sie teilweise verschiedenen systematischen Großgruppen und verschiedenen Ernährungstypen angehören. Die entsprechende CCA unterschied sich in der Lage und Richtung der Achsen, bildete aber trotz des anderen Modells oft ähnliche Aggregate von Arten und Umweltvariablen ab; auf ihre Darstellung wird daher verzichtet.

Der Grad der Korrelation zwischen den durch die PCA ermittelten sample scores und den Umweltparametern kann prinzipiell als Auswahlkriterium verwendet werden (siehe Tab. 31 bis Tab. 33 sowie Tab. 34). Allerdings waren die Ergebnisse nicht eindeutig in der Weise, dass von stark miteinander korrelierten Paaren wie "Spezifische Dichte" und "Wassergehalt" oder "Organischer Gehalt" und "Mikrobielle Aktivität" immer derselbe Parameter die bessere Korrelation mit den latenten Variablen gezeigt hätte. Es müsste daher eine Auswahl getroffen werden, die bis zu einem gewissen Grad willkürlich wäre. Man kann allerdings auch innerhalb des entsprechenden Modells berechnen, welcher Umweltvariable welche Aussagekraft in Bezug auf das Gesamtmodell zukommt, und zwar mit der Option "Forward selection". Um zu prüfen, ob eine mit diesem Verfahren ermittelte Auswahl tatsächlich eine stärkere Aussagekraft hat als andere Varianten, wurden andere Variablen ebenfalls durchgerechnet (vgl. Tab. 35).

Forward selection:

Dieses Verfahren ist hilfreich bei der Frage, welche Umweltvariablen welchen Effekt auf die Besiedlung haben und erlaubt, die Faktoren nach ihrem Erklärungswert für die Lebensgemeinschaft zu ordnen. Der Prozess ist eine Aufeinanderfolge von Berechnung latenter Variablen und Signifikanztests und sei anhand des Beispiels erläutert, in dem aus 12 Variablen, von denen drei die "dummy-Variablen" der Probenstellen waren, die Zusammenhänge der Nematodenbesiedlung mit den Umweltvariablen geklärt werden sollen. Das Beispiel wurde im Rahmen einer CCA berechnet, funktioniert aber genauso z.B. mit einer RDA (s.u.).

In einem ersten Schritt werden latente Variablen aus den Abundanzdaten berechnet, als ob jede der Umweltvariablen die einzige erklärende Variable sei (allerdings unter Berücksichtigung des Effekts der Kovariablen). Aus diesen Berechnungen folgt eine Rangordnung der Umweltvariablen. Der erklärbare Effekt wird dabei als Lambda-1 ausgegeben ("marginal effect"). In dem berechneten Beispiel wird dieser Wert nur für 10 der 12 Variablen angegeben, da zwei wegen vernachlässigbar niedriger Varianz direkt ausgeschlossen werden konnten (Tab. 36).

Tab. 36 1. Schritt der CCA mit forward selection für 10 Umweltvariablen inkl. ORT
Lambda – 1 = Erklärbarer Varianzanteil pro Variable ("marginal effects")

Var.-Nummer	Variable	Lambda-1
1	Grain Median	0,12
2	Spec. Weight	0,09
3	Grain <0,18 mm	0,09
4	G	0,09
5	Org. Cont.	0,08
6	A	0,08
7	Water Cont.	0,07
8	Mikrob. Act.	0,06
9	D	0,05
10	# 75% Quantile	0,04

Von allen Variablen zusammen konnten 38% der Varianz erklärt werden. Davon entfielen 12% auf die Variable 1 "Median der Korngröße". Diese beste Variable wurde dem Modell zugefügt, und mittels Permutationstest die Signifikanz des Zusammenhangs ermittelt (siehe Monte Carlo Permutationstests, S. 166). Für die übrigen Variablen wurde wiederum geprüft, welcher Anteil der verbleibenden Varianz durch welche Variable erklärt werden kann. Von der Gesamtvarianz her hätte die Variable "Spezifische Gewicht" einen Anteil von 9% abgedeckt. Von diesem Anteil war allerdings ein erheblicher Anteil bereits durch die erste Variable erfasst. Von der verbleibenden Varianz konnte daher eine andere Variable einen größeren Anteil (6%) erfassen, in unserem Beispiel die Variable "G" (Dummy-Variable des Unterlaufes), vgl. Tab. 37

Diese Variable wurde ebenfalls dem Modell zugefügt, der Permutationstest wiederholt, um die Signifikanz zwischen erfasster Varianz und dieser Variable zu testen, die Variable "G" dem Modell zugefügt und von den verbliebenen Variablen erneut der marginale Effekt bestimmt u.s.w..

Im Ergebnis erhält man eine Reihenfolge von Variablen, die in dieser Anordnung einen möglichst hohen Anteil der erklärten Varianz mit möglichst wenigen erklärenden Variablen abdecken kann.

Die so gebildete Reihenfolge der Variablen ist der folgenden Tab. 38 zu entnehmen, wo in der Spalte "Lambda A" die als "Conditional effects" bezeichneten Anteile der in das fertige Modell aufgenommenen Umweltvariablen mit dem jeweils ermittelten Signifikanzniveau dargestellt sind:

Nun ist es problematisch, die Probenstellenvariablen, die ihrerseits Metavariablen darstellen, welche mehrere der messbaren Sedimentparameter integrieren und infolgedessen starke Kreuzkorrelationen bedeuten, mit den Sedimentparametern selbst zu testen. Der beschriebene Versuch verdeutlicht jedoch zumindest, dass die Probenstellenvariablen vergleichbare Anteile der

Varianz erfassen wie aussagekräftige Sedimentparameter. Vermutlich haben die Probenstellen neben den Sedimentparametern noch andere nicht erfasste Eigenschaften, welche die

Tab. 37 2. Schritt der CCA mit forward selection für 10 Umweltvariablen inkl. ORT
Erklärbarer Anteil der Restvarianz je Faktor pro Variable nach Herausnahme von "Grain Median" (Tab. 17)

Var.-Nummer	Variable	Lambda-1
1	G	0,06
2	A	0,05
3	Spec. Weight	0,05
4	D	0,05
5	Grain <0,18 mm	0,05
6	Org. Cont.	0,04
7	Water Cont.	0,04
8	Mikrob. Act.	0,04
9	# 75% Quantile	0,03

Tab. 38 Ergebnis der forward selection aus 10 Umweltvariablen CCA: Finale erklärable Varianz ("Conditional effects") pro Faktor sowie deren Signifikanz (P- und F-Werte)

Var.-Nummer	Variable	Lambda-A	kumulativ	P-Wert	F-Wert
1	Grain Median	0,12	0,12	0,002	4,62
2	G	0,06	0,18	0,002	2,48
3	A	0,04	0,22	0,004	1,80
4	Spec. Weight	0,03	0,25	0,112	1,32
5	Mikrob. Act.	0,03	0,28	0,056	1,40
6	Grain <0,18 mm	0,03	0,31	0,324	1,10
Weitere nicht aufgeführt					
Σ	–	–	0,38	–	–

Nematoden beeinflussen. Auch überrascht es nicht, dass der Variablen "Mittellauf" dabei am wenigsten Gewicht zukommt, was belegt, dass diese Probenstelle auch hinsichtlich ihrer Nematodenbesiedlung eine intermediäre Stellung hatte. Um die gemessenen Sedimentparameter in ihrem Gewicht beurteilen zu können, sollten nur diese miteinander verglichen werden. Daher wurden beide Analyseverfahren (CCA und RDA) mit nur den 7 gemessenen Parametern wiederholt³⁵, und zwar sowohl mit den Abundanzen aller Stadien als auch mit denen nur der Adulten. Exemplarisch seien die marginalen und konditionalen Effekte eines unimodalen Modells mit denen des entsprechenden linearen Modells zusammen dargestellt, und zwar auf den Abundanzen aller Stadien basierend (Tab. 39 - Tab. 41).

Tab. 39 Forward selection, 7 env. var., Schritt 1 (CCA) Erklärbare Varianz pro Variable) (7 Variablen, "marginal effects" der getesteten Variablen = "extra fit")

Var.-Nummer	Variable	Lambda-1
1	Grain Median	0,12
2	Spec. Weight	0,09
3	Grain <0,18 mm	0,09
4	Org. Cont.	0,08
5	Water Cont.	0,07
6	Microb. Act.	0,06
7	# 75% Quantile	0,04

Tab. 40 Forward selection, 7 env. Var., Schritt 1 (RDA) Erklärbarer Varianz pro Variable) (7 Variablen, "marginal effects" der getesteten Variablen = "extra fit")

Var.-Nummer	Variable	Lambda-1
1	Grain Median	0,10
2	Grain <0,18 mm	0,06
3	Spec. Weight	0,06
4	Water Cont.	0,05
5	Org. Cont.	0,04
6	Microb. Act.	0,03
7	# 75% Quantile	0,02

Tab. 41 Forward selection, 7 env. Var., Schritt n: Finale Varianz pro Variable), n = 46 (7 Variablen, "Conditional effects" der getesteten Variablen wie im Modell verwendet sowie deren Signifikanz (P- und F-Werte) aus allen 46 Proben mit Sedimentparametern.

CCA					RDA				
Variable	Lambda-A	kumulativ	P	F	Variable	Lambda-A	kumulativ	P	F
Grain Median	0,12	0,12	0,002	4,62	Grain Median	0,10	0,1	0,012	5,73
Spec. Weight	0,04	0,16	0,004	1,87	Spec. Weight	0,04	0,14	0,016	2,38
Microb. Act.	0,04	0,2	0,048	1,41	Microb. Act.	0,02	0,16	0,220	1,20
Grain <0,18mm	0,03	0,23	0,040	1,47	Grain <0,18mm	0,03	0,19	0,140	1,46
Org. Cont.	0,03	0,26	0,204	1,17	Water Cont.	0,01	0,2	0,500	0,92
# 75% Quantile	0,03	0,29	0,290	1,13	Org. Cont.	0,02	0,22	0,570	0,87
Water Cont.	0,02	0,31	0,322	1,11	# 75% Quantile	0,01	0,23	0,846	0,59
Σ		0,31					0,23		

³⁵ (sowie den zeitlich-räumlichen Variablen "Flut vor-nach" (binär) und "Flut seit" (hyperbolische Funktion für die seit dem letzten Hochwasser verstrichene Periode), die beiden letzten waren jedoch wiederum durch die Dummy-Variablen "Probentermin" mit den Kovariablen abgedeckt und wurden nicht mit analysiert.

Bei den vergleichenden Analysen des Materials nur der Adulten wurde etwas mehr Varianz in den ersten beiden Variablen erfasst, dafür trugen alle folgenden Variablen nicht mehr signifikante Anteile zu dem Modell bei ($P > 0,05$), womit der erklärbare Anteil der Varianz insgesamt nicht größer war als bei den auf allen Stadien basierenden Analysen.

Auch die im letzten Schritt ermittelten und in das Modell integrierten Variablen und ihre konditionalen Effekte nebst Signifikanzen sind vergleichend dargestellt in Tab. 41 (forward selection). Bei beiden Modellen war der Parameter Korngröße (Median) derjenige, mit dem der größte Teil der Varianz erklärt werden konnte, 12% bei der CCA, 10% bei der RDA. Auch die kumulativ durch alle 7 Umweltvariablen erklärbaren Anteile waren hier bei der CCA (31%) höher als bei der RDA (23%). Bei Betrachtung des als Beziehung zwischen Umweltvariable und Abundanz erfassten Abteils war meist die RDA das bessere Modell (vgl. Tab. 35).

Die Ergebnisse werden auch graphisch dargestellt, siehe Abb. 62 für die CCA. und Abb. 63 für die RDA, und zwar mit zusätzlich den Ortsvariablen als supplementären Variablen. Dies bedeutet, dass die Regressionsgleichung des Modells unter Verwendung der Abundanzdaten und Umweltvariablen gelöst wird, und anschließend die supplementären Variablen in das Modell integriert werden, ohne dass sie zu seiner Lösung beigetragen hätten.

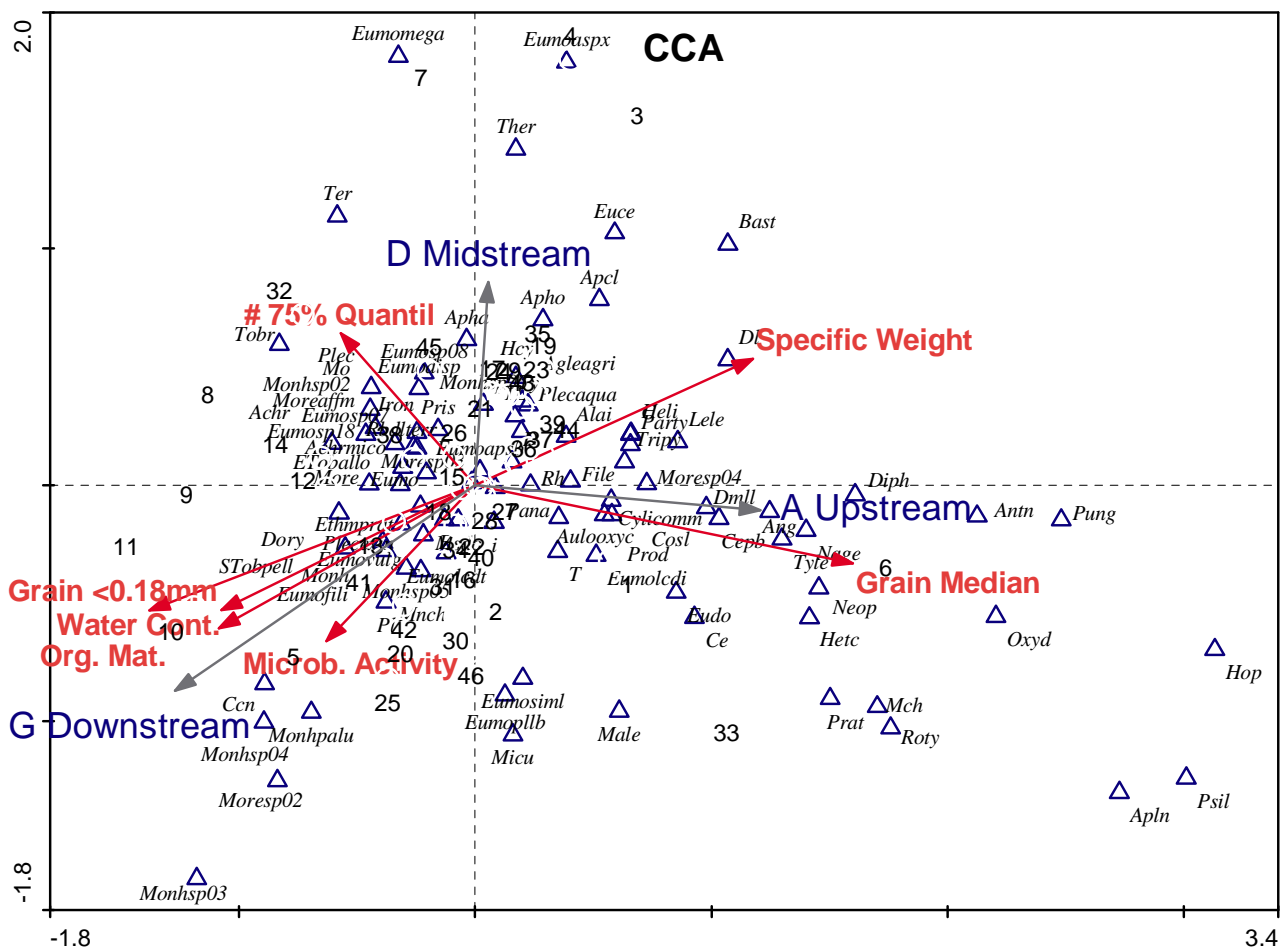


Abb. 62: CCA Biplot, 7 definierende Umweltvariablen; Probenstellen als "supplementäre Variablen"

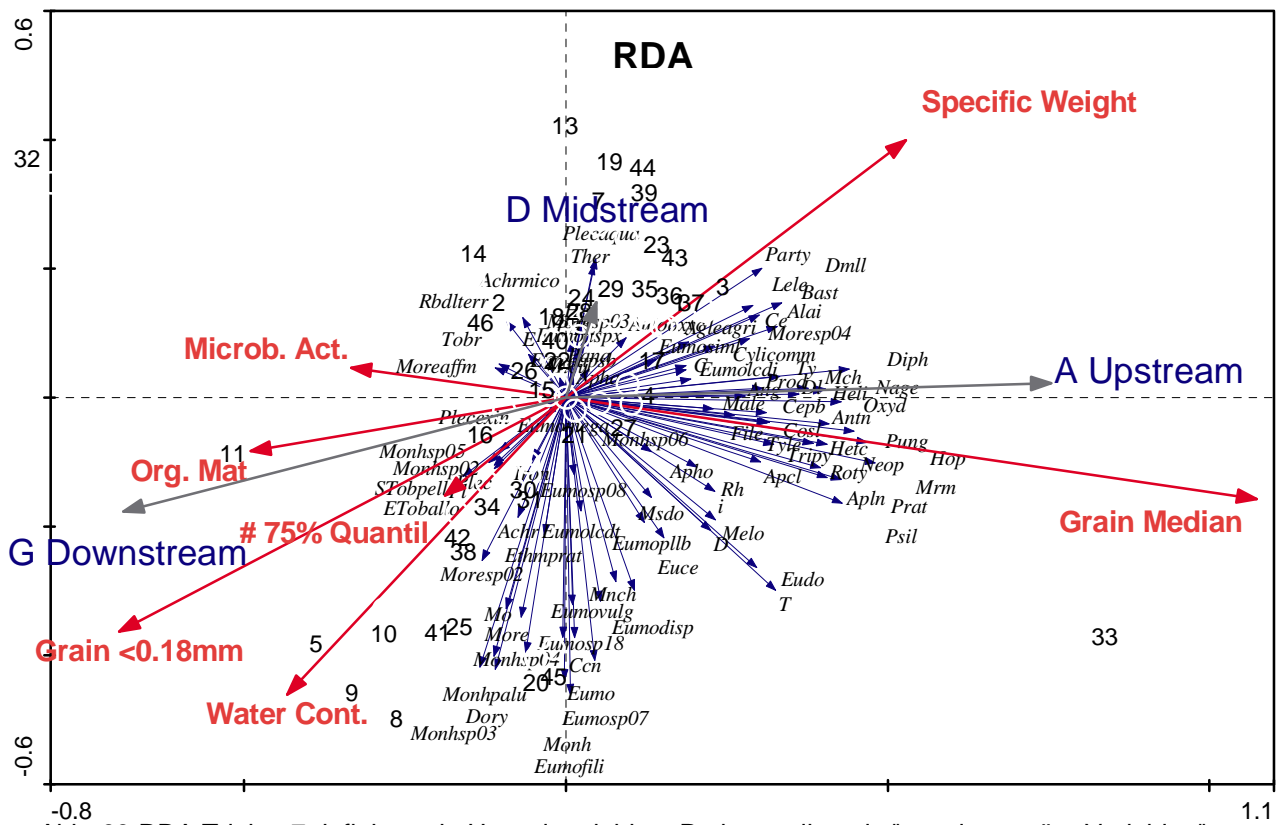


Abb. 63 RDA Triplot, 7 definierende Umweltvariablen; Probenstellen als "supplementäre Variablen"

Im Diagramm sind die supplementären Variablen als größere graue Vektoren eingezeichnet. Beide dargestellten Varianten wurden mit Focus on "sample distance" berechnet. Unabhängig vom Modell lagen die beiden gegenläufigen Umweltvariablen Wassergehalt und spezifisches Gewicht auf einer Diagonalachse, mit weiteren stark korrelierten Umweltvariablen wie Median der Korngröße, organischem Gehalt und mikrobieller Aktivität in die gleiche Richtungweisend, in der die Arten mit Schwerpunkt mehr in den Unterlaufproben abgebildet wurden. Im Winkel dazu waren der Median der Korngröße sowie diametral der Feinpartikelparameter "# 75% Quantil" abgebildet. Die in größeren Proben insbesondere des Oberlaufes häufigeren Tylenchiden wurden bei der CCA besser differenziert als bei der RDA und aufgespreizt im 2. Quadranten abgebildet (Abb. 62 und Abb. 63).

Die gleichen Abundanzdaten wurden im Anschluss unter Vorgabe nur der vier aussagekräftigsten Umweltvariablen berechnet, siehe oben und Tab. 41. Erwartungsgemäß war der erklärable Anteil der Varianz hier niedriger, was zeigt, dass die nun ausgeschlossenen Parameter doch zum Gesamtmodell beisteuern konnten, auch wenn der Anteil jeder einzelnen statistisch nicht signifikant war. Bei dieser Variante lagen die vier VIF-Werte zwischen 1,87 und 4,14, was deutliche Beiträge aller verbliebenen Umweltvariablen indiziert. Ob diese Analyse die Verhältnisse besser erfassen kann, sei dahingestellt. Hier seien nicht nur die Vektoren der Umweltvariablen, Probenstellen und Arten dargestellt (Abb. 64), sondern auch die aus den Abundanzdaten über das Modell gebildeten "sample scores", und zwar der Übersicht halber zusätzlich in einer separaten Abb. 65.

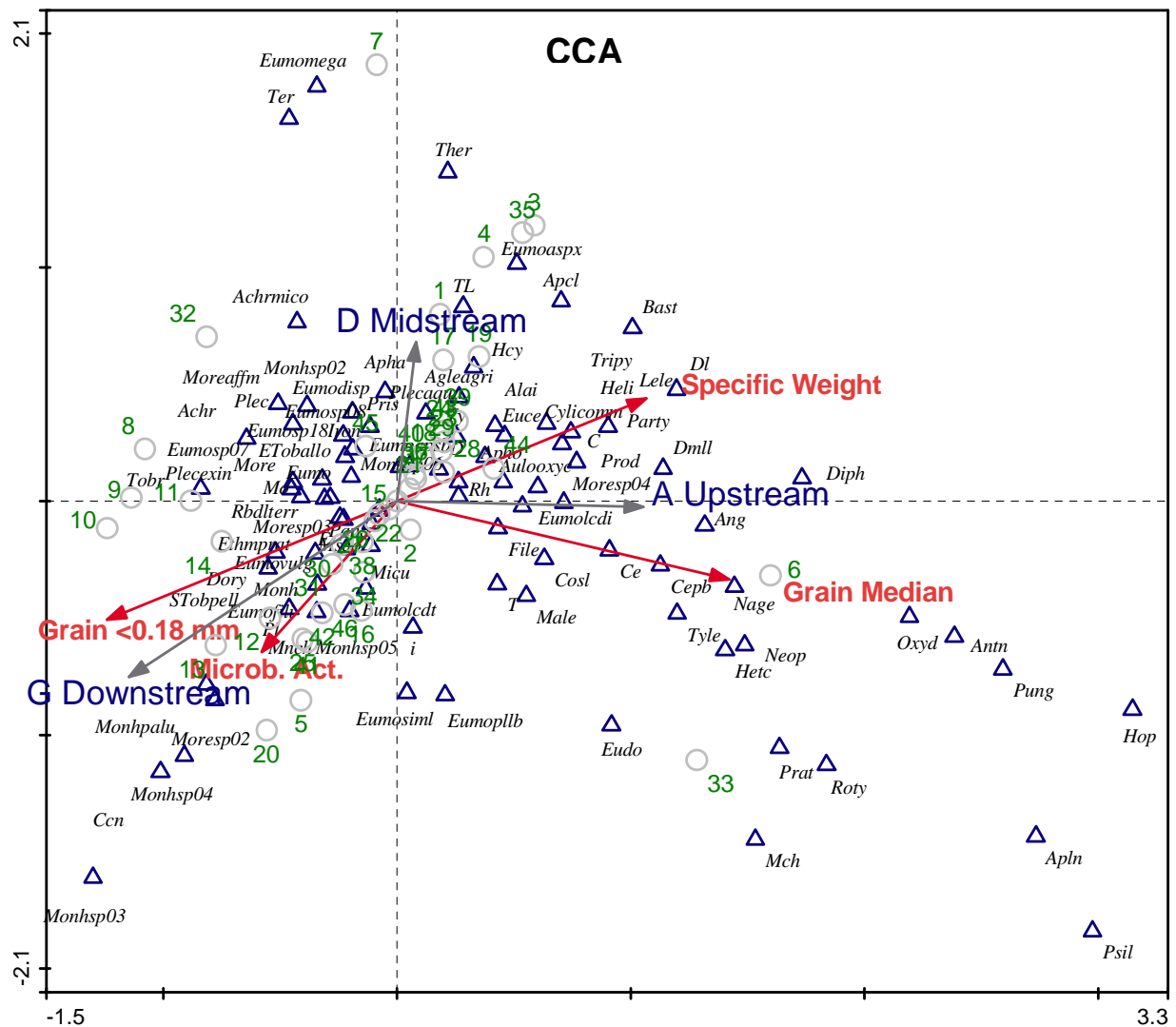


Abb. 64 CCA Triplot mit nur 4 Umweltvariablen, Probenstellen als "supplementäre", Species scores. Focus "symmetric", Koordinaten der Spezies als Dreiecke eingeblendet, die der Proben grün mit blassen Kreisen hinterlagert (vgl. Abb. 65). 2 Taxa außerhalb des dargestellten Bereichs im 2. Quadranten: "Melo" ganz unten, "Mrm" rechts außen

Gruppen von Arten mit ähnlicher Verteilung wurden wieder zusammen gruppiert (Abb. 64): So bilden *Monhystrera* sp. 3 und Criconematidae wieder den äußeren Rand mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den kolmatierten Proben des Unterlaufes vor dem Flutereignis, *Monhystrera* sp. 2, *M.* sp. 4 und *M. paludicola* folgten mit nicht so deutlichen Präferenzen etwas weiter innen, wo auch *S. pellucidus* eingeordnet wurde, während z.B. die Art *Monhystrera* sp. 6 mit ihrem Schwerpunkt im Mittellauf oberhalb des Zentrums und *Eumonhystrera megamphida* wieder ganz oben zusammen mit *Theristus* und den Teratocephalidae abgebildet wurde. Die Tylenchina mit Schwerpunkt im Oberlauf erschienen im ersten (z.B. *Helicotylenchus* und *Lelenchus*) und zweiten Quadranten (ganz außen *Psilenchus*, *Aphelenchus*, aber auch *Rotylenchus* und andere Hoplolaimidae. Dies waren die vertrauten Gruppierungen, wie sie auch bei Einschluss von mehr Umweltparametern beobachtet wurden (vgl. Abb. 62), was eine gewisse Robustheit der Analyse indiziert und

verdeutlicht, dass den Abundanzdaten Muster innewohnen, die auch mit einem reduzierten Set von Umweltvariablen erklärt werden konnten.

Die Gruppierung der "sample scores" der gleichen Analyse wirkt dagegen artifizieller, siehe separate Abb. 65. Aus dieser geht hervor, dass die Mehrheit der Proben nicht mehr deutlich voneinander getrennt, sondern auf einer Diagonalachse platziert wurde die vom ersten durch den Ursprung in den dritten Quadranten verläuft, während im zweiten und vierten Quadranten wenige abweichende Proben gleichfalls in Diagonalreihen angeordnet wurden.

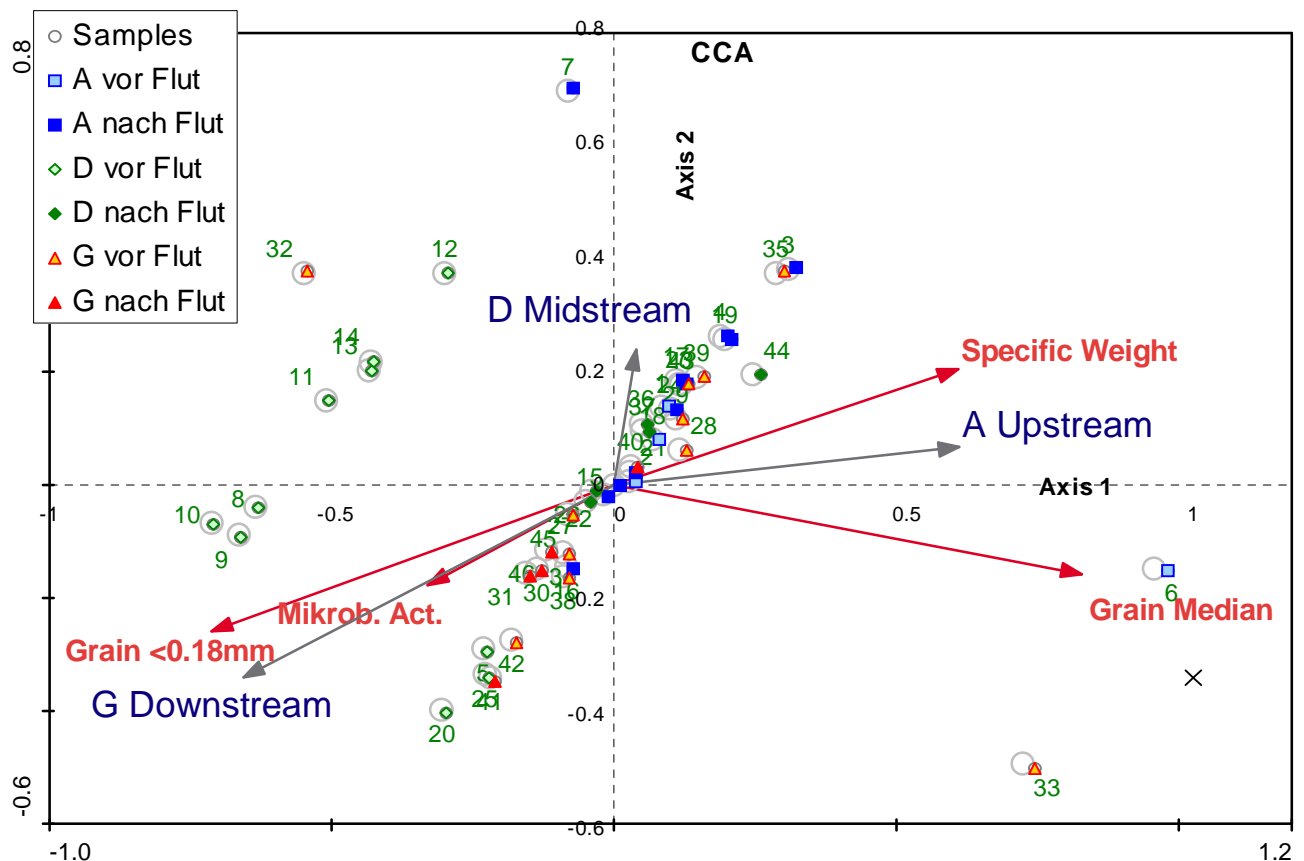


Abb. 65 CCA Biplot mit nur 4 Umweltvariablen, Probenstellen als "supplementäre", Sample scores. Focus on "sample distance", Koordinaten der Spezies ausgeblendet, die der Proben eingeblendet.

Die Artenkoordinaten der entsprechenden RDA wurden zum Vergleich in Abb. 66 dargestellt. Die Entfernung der species scores vom Zentrum unterschied sich von denen der CCA, aber die Richtungen im Verhältnis zu den Umweltvariablen stimmten weitgehend überein.

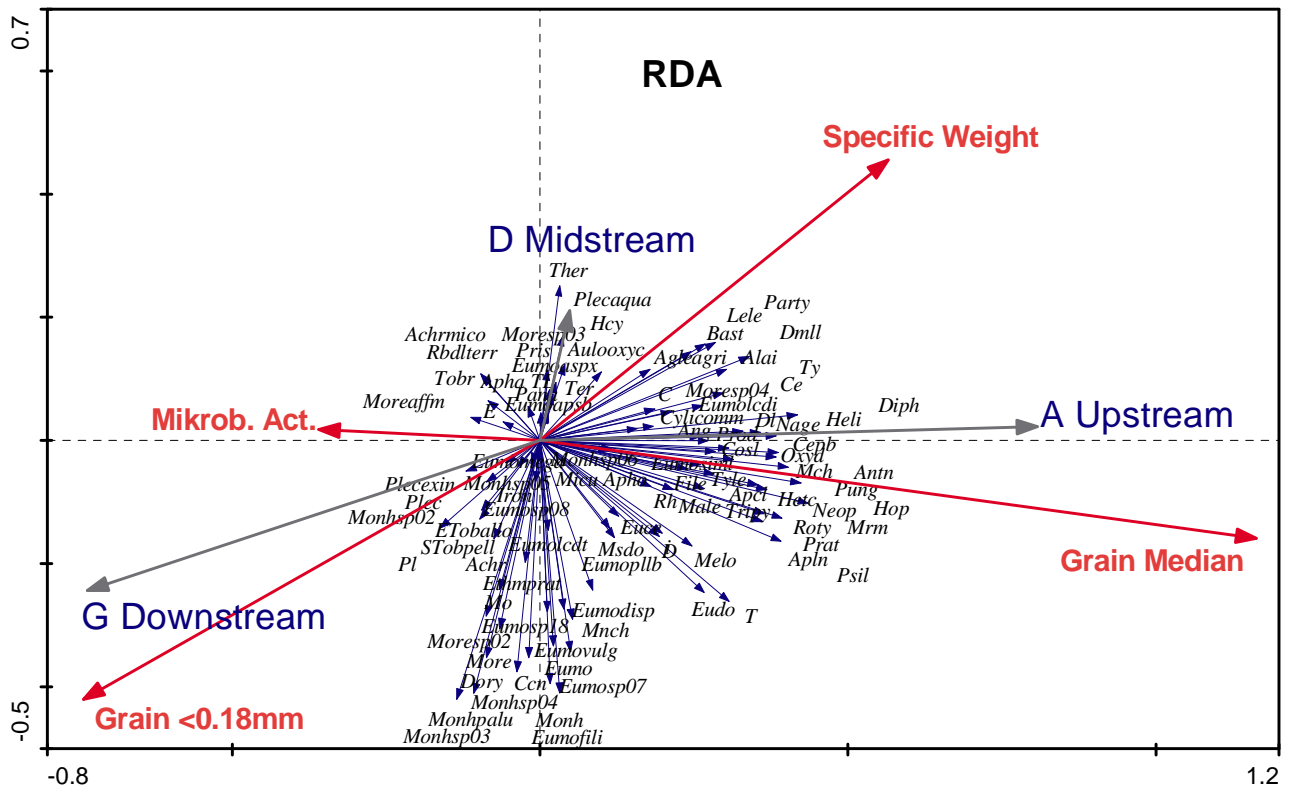


Abb. 66 RDA Triplot: 4 definierenden Umweltvariablen; Probenstellen "supplementäre Variablen".

Focus on "sample distance", Koordinaten der Arten ausgeblendet, die der Probenstellen eingeblendet.

Die Ergebnisse der Tab. 35 und die vergleichenden Darstellungen der Ergebnisdiagramme beider Modelle (unimodal und linear) zeigten, dass bei dem untersuchten Breitenbachmaterial keines der beiden Modelle eindeutig zu bevorzugen ist. Bei den indirekten Verfahren schienen die linearen Modelle deutlich stärker zu sein, während hier bei den direkten beide Modelle etwa gleich viel Varianz erfassen konnten. Interessant ist jedoch die weitgehende Übereinstimmung der beiden Modelle was die Reihenfolge der Sedimentparameter betrifft. In allen Modellen war der höchste Anteil der Gesamtvarianz durch den Median der Korngröße (auf Volumen basierend) erfasst, gefolgt von der ihrerseits integrierenden und mit anderen Parametern kreuzkorrelierten Variable des spezifischen Gewichts des Sedimentes. An dritter Stelle folge entweder die mikrobielle Aktivität oder im Fall der Analyse der Abundanzen nur der Adulten (Details nicht dargestellt) der organische Gehalt. Bei den indirekten Verfahren war meist letzterer besser mit den latenten Variablen korreliert als die mikrobielle Aktivität, beide Parameter sind jedoch stark miteinander kreuzkorreliert, so dass es wiederum keine große Rolle spielen dürfte, welchen der beiden man in der direkten Analyse verwendet.

Auch die direkten Analyseverfahren wurden unter Ausschluss der 4 Ausreißerproben wiederholt. Die Ergebnisse sind hier nicht graphisch dargestellt, da die Arten dabei wieder ähnlich gruppiert wurden. Sie sind jedoch aufschlussreich, da sich dabei die Reihenfolge der Umweltvariablen änderte, sowie durch welche derselben die latenten Variablen (Achsen) abgedeckt werden. Der Median der Korngröße hatte bei beiden Modellen nicht mehr die stärkste Bedeutung, sondern stattdessen ein anderer Aspekt der Korngrößenverteilung, nämlich ein volumenbasierter (Korngröße <0,18mm), der kumulativ den Anteil der Fraktionen kleiner als 0,18 mm (Tab. 42) beziffert.

Tab. 42 Forward selection, Schritt n (Endgültige Reihenfolge der Variablen), n = 42, ohne Ausreißer. (7 Umweltvariablen berücksichtigt, "Conditional effects" der getesteten Variablen wie im Modell verwendet sowie deren Signifikanz (P- und F-Werte) aus 42 Proben

CCA					RDA				
Variable	Lambda-A	kumulativ	P	F	Variable	Lambda-A	kumulativ	P	F
Grain <0,18mm	0,05	0,05	0,002	1,91	Grain <0,18mm	0,05	0,05	0,008	2,67
Microb. Act.	0,04	0,09	0,084	1,35	Microb. Act.	0,03	0,08	0,12	1,37
Grain Median	0,03	0,12	0,226	1,3	Grain Median	0,02	0,1	0,298	1,12
# 75% Quantile	0,03	0,15	0,294	1,11	Water Cont.	0,02	0,12	0,318	1,11
Spec. Weight	0,03	0,18	0,324	1,11	Spec. Weight	0,02	0,14	0,542	0,91
Water Cont.	0,03	0,21	0,43	1,04	Org. Cont.	0,01	0,15	0,502	0,94
Org. Cont.	0,02	0,23	0,748	0,81	# 75% Quantile	0,02	0,17	0,874	0,61
Σ		0,23					0,17		

Mit dieser homogenen Auswahl von Probenstellen, die allerdings ebenfalls den ganzen Zeitraum und alle Probenstellen abdeckten, waren nur noch 17% (RDA) bzw. 23 % (CCA) der Gesamtvarianz durch die berücksichtigten Variablen abgedeckt. Hätte man von den beiden stark miteinander kreuzkorrelierten Paaren Organischer Gehalt / Mikrobielle Aktivität und Wassergehalt / Spezifisches Gewicht jeweils nur einen verwendet, wäre der durch die latenten Variablen abgedeckte Anteil der Varianz noch etwas niedriger gewesen.

Die Umweltvariable Korngröße <0,18 mm (%) war negativ und zumindest bei der CCA hochsignifikant mit der latenten Variable der Achse 1 korreliert, während die 2. Achse negativ mit der mikrobiologischen Aktivität, jedoch positiv mit dem auf Partikelanzahlen basierten "# 75%-Quantil" korreliert war. Wegen dieser nicht ganz eindeutigen Ergebnisse waren die als Kombinationen von Umweltvariablen berechneten "sample scores" nach den multivariaten Analysen auf Korrelation mit den beiden fraglichen Parametern geprüft worden, und es konnte festgestellt werden, dass bei beiden Methoden eine Achse positiv sowohl mit dem Sedimentparameter "75%-Quantil #" als auch mit den Abundanzen der meisten Monhysterida korreliert war.

Die Abundanzen der meisten Monhysteriden, darunter die Arten *Monhystera* sp. 5 und *M. sp. 6*, *Eumonhystera dispar*, *E. sp. 7* und *E. sp. 8* a waren positiv mit der 2. Achse korreliert, was wiederum bedeutet, dass auch diese Analyse bestätigte, dass die fraglichen Arten höhere Abundanzen in den Proben mit weniger feinen Partikeln in der Feinstfraktion aufwiesen. Dieser Zusammenhang galt allerdings nicht für alle Monhysteriden gleichermaßen: Die positive Korrelation mit *E. breitenbachi* war nur schwach (ist aber insbesondere bei den Adulten schon im einfachen xy-Diagramm mit allen 46 Proben zu erkennen, siehe Tafel 21, Diagramm i), und die Abundanzen von *Monhystera paludicola* und *M. sp. 4* waren negativ mit der 2. Achse dieser Analyse korreliert, was auch für Criconeematidae und *Semitobrilus pellucidus* galt. Allerdings war in den entsprechenden xy-Diagrammen eine negative Korrelation zwischen logarithmierten Abundanzen und dem Parameter "# 75%-Quantil" nicht auszumachen (Tafel 13, Tafel 16, Tafel 33 sowie Tafel 6, jeweils Diagramm i), diese scheinen generell ebenfalls positive oder gar keine Korrelationen

anzuzeigen. Dafür kommen zwei Erklärungen in Betracht: Einerseits ist anzunehmen, dass die latente Variable noch andere Umweltvariablen umfasst als die Feinpartikel, andererseits kann bereits die Tatsache, dass die Korrelation mit der Umweltvariable schwächer war als bei anderen Arten, bereits negative species scores zur Folge haben (die Arten reagieren anders als das Gesamtmodell voraussagt). Weiteres siehe Diskussion.

Der Vollständigkeit halber wurden auch die Ergebnisse der RDA ohne Ausreißerproben auf Korrelationen mit den beiden fraglichen Sedimentparametern geprüft. Hier war eine negative Korrelation zwischen Achse 1 und dem Anteil der Fraktionen $<180\ \mu\text{m}$ sowie schwach positive Korrelation zwischen Achse 2 und den 75%-Quantil zu verzeichnen. Da die Arten hier revers auf der Achse 2 angeordnet waren, wurden die oben beschriebenen Zusammenhänge im wesentlichen bestätigt. Dies lässt vermuten, dass es tatsächlich einen negativen Zusammenhang zwischen dem Aufkommen besonders kleiner mineralischer Partikel und den Abundanzen der meisten Monhysteriden gibt. Dieser scheint aber in den Hintergrund zu treten, wenn alle Proben einbezogen werden und dadurch andere stärkere Gradienten die Analyse dominieren; siehe Diskussion.

Weiterhin wurde mit beiden Modellen (linear und unimodal) geprüft, welcher Anteil der Signifikanz zwischen Besiedlung und Umweltvariablen erkannt werden konnte, wenn letztere nur als drei³⁶ separate Variablen für die Probenstellen definiert werden. Die Ergebnisse der vorangegangenen Analysen insbesondere mit forward-selection indizierten, dass die Probenstellen ebenfalls als integrierende Umwelt-Variablen interpretiert werden können, die verschiedenen Aspekte der gemessenen Sedimentparameter unter sich vereinigen.

Die graphischen Ergebnisse ähnelten den vorangegangenen stark und seien hier nicht dargestellt. Die von Canoco berechneten und durch die Orte erklärten Anteile waren exakt genauso hoch wie wenn die Variablen der Probenstellen im Anschluss an eine normale³⁷ Analyse als supplementäre Variablen definiert und berechnet werden (siehe Tab. 35).

Schließlich wurde mit beiden Modellen (linear und unimodal) geprüft, ob die Hypothese zutrifft, dass die Wirkung der Flutereignisse mit der Variable "Flut_seit" (siehe Abb. 54) beschrieben werden könnte. Hierzu wurden RDA und CAA mit "Flut_seit" als einziger erklärender Umweltvariable, Probenstelle als Kovariable und sieben der gemessenen Sedimentparameter als supplementärer Umweltvariablen definiert.

Bei diesen Läufen war der in der zweiten, freien Achse erfasste Anteil der Varianz erheblich größer als der von der ersten, welche durch die definierende Variable "Flut_seit" vorgegeben war. Von der Gesamtvarianz wurden nur kleine Anteile durch die berechneten Modelle erfasst, 2,5% im Fall der RDA und 3,0% im Fall der CCA. Weitere Details werden hier nicht dargestellt. Die Hypothese, wonach es sich bei der Nematodenbesiedlung in erster Linie um Sukzessionen handelt, die durch die Variable "Flut_seit" zutreffend beschrieben werden könne, muss demnach mit hoher Sicherheit verworfen werden.

³⁶ Eigentlich sind es nur 2 Variablen, die dritte ergibt sich immer zwangsläufig aus den anderen beiden

³⁷ Also eine Analyse mit Umweltvariablen als erklärende u. Probenstellen als supplementäre Variable

Die Ergebnisse der multivariaten Analyse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

Zwischen Nematodenbesiedlung und Sedimentparametern bestanden signifikante Zusammenhänge. In den meisten Fällen war die durch freie Permutationen bestimmte Signifikanz der ermittelten Beziehung zwischen Abundanzdaten und Umweltparametern hoch ($p = 0,002$). Unter den gemessenen Sedimentparametern war zwar kein einzelner, der die Zusammensetzung der Nematoden-Lebensgemeinschaft bestimmt hätte, jedoch einige, die einen mehr oder weniger starken Einfluss darauf hatten.

Sowohl bei den indirekten als auch bei den direkten Verfahren ging in die erste Achse die Umweltvariable "Median der Korngröße" oft mit dem größten Einzelgewicht ein. In den Varianten "ohne Ausreißerproben" oder "nur Unterlauf" bestand dagegen mit keinem Sedimentparameter eine gute Korrelation. Daraus ist zu schlussfolgern, dass bei der Beschränkung auf diese mehr oder wenig typischen Proben der größte Anteil der Varianz auf einen Gradienten zu entfallen scheint, der nicht gemessen wurde.

Mit den Abundanzdaten war Achse 1 dagegen bei praktisch allen Arten positiv korreliert, am stärksten bei den *Eumonhystera*-Arten *E. filiformis*, *E. vulgaris*, *E. breitenbachi*, *S. pellucidus*, *Epitobrilus allophysis* (im folgenden als *Eumonhystera*-Gruppe bezeichnet), sowie bei einigen Tylenchina.

Auf der Achse 2 gab es sowohl Arten mit positiver als auch mit negativer Korrelation der Abundanzen. Am einen Ende war die oben genannte *Eumonhystera*-Gruppe, am anderen die Tylenchina (hier als Tylenchina-Gruppe bezeichnet). Im Einzelnen fielen oft *Helicotylenchus*, *Aglenchus agricola*, unbestimmte Tylenchina und *Lelenchus* spp. auf. Ebenfalls in dieser Gruppe waren regelmäßig *Prismatolaimus* spp. zu finden. Diese 2. Achse war hochsignifikant positiv mit der Korngröße Median und dem spezifischen Gewicht des Sedimentes in Richtung der Tylenchina-Gruppe, in die Richtung der *Eumonhystera*-Gruppe positiv mit dem Wassergehalt, organischem Material und der ordinalen Ortsvariable korreliert.

Bei verschiedenen Varianten wurde die 2. Achse oft umgekehrt, dann waren die Korrelationen mit den Umweltparametern ebenfalls revers, so dass die Zusammenhänge zwischen Umweltvariablen und Abundanzen der Gruppen wieder in die gleiche Richtung wiesen.

Die direkten Methoden bestätigten in der Regel diese Zusammenhänge, differenzierten aber weitere Gruppen: Eine *Monhystera*-Gruppe, der *Monhystera* sp. 2, *M. sp. 3*, *M. sp. 4* und *M. paludicola* sowie die Criconematidae angehörten und die in Richtung eines hohen Wassergehaltes, Unterlauf und manchmal höherer mikrobiologischer Aktivität ausgerichtet war, sowie am anderen Ende eine Hoplolaimidae-Gruppe, zu der neben diesen *Pungentus*, *Psilenchus*, *Aphelenchus*, *Oxydirus* und andere mehr oder weniger deutlich angehörten und die noch weiter als die Tylenchina-Gruppe in Richtung grober Sedimente und Oberlauf ausgerichtet war. Eine fünfte, weniger klar definierte Gruppe beinhaltete Gattungen, die im Mittellauf ihren Schwerpunkt hatten, die *Theristus*-Gruppe. Weitere Mitglieder waren *Aphanolaimus*, *Eumonhystera aff. simplex*, *Plectus aquaticus* und weitere in manchen

Analysen. Daneben gab es eine Reihe von Arten, die meist in der Nähe des Zentrums abgebildet wurden und generell keinen deutlichen Trend in irgendeine Richtung aufwiesen.

Wenn nur 4 Umweltvariablen einbezogen wurden und infolgedessen keine nennenswerten Kovarianzen zwischen den Umweltvariablen störten, war die Signifikanz der Zusammenhänge deutlich geringer, aber die Gruppen von Arten mit ähnlicher Verteilung wurden weiterhin ähnlich abgebildet.

Wurde nur eine Teilmenge (Proben des Unterlaufes, vor Flut) analysiert, waren die Abundanzen der meisten Arten negativ mit der ersten Achse und diese positiv mit der mikrobiellen Aktivität und dem organischen Gehalt korreliert. Die höchsten Abundanzen waren also bei dieser Teilmenge in den Proben mit den niedrigsten mikrobiellen Aktivitäten.

Was die Einstufung einzelner Arten betrifft, brachten die statistischen Analysen keine zusätzlichen Erkenntnisse. Aus den Daten der einzelnen Arten geht hervor, an welchen Standorten, zu welchen Zeiten und in welchen Probentypen die jeweilige Art dominiert. Die multivariaten Analysen konnten diese Regelmäßigkeiten jedoch in vielen Fällen erfassen, zusammenfassend darstellen und Hinweise auf eine mögliche Bedeutung gemessener Umweltvariablen geben.

Generell waren über 30% der Varianz auf die Variable Zeit zurückzuführen. Der durch die Sedimentparameter erklärbare Anteil der Varianz bewegte sich zwischen 21,6 und 29,6% der Gesamtvarianz (46 Proben) bzw. zwischen 16,7 und 18%, wenn keine Ausreißerproben eingeschlossen waren (42 Proben). Auch die Probenstellen konnten als Umweltvariablen definiert werden, der erklärbare Anteil der Varianz belief sich dann auf etwa 11% (ebenfalls mit Zeit als Kovariable).

6.2.7 Anzahlen, Biomasse, Generationszeiten und Produktion pro Probenstelle

Dieses Kapitel leitet über zur Einschätzung der Rolle der Nematoden im Ökosystem. Dargestellt werden die Grundlagen der verwendeten Generationszahlen, die Ergebnisse der individuenbasierten Biomassebestimmung sowie der daraus berechneten Produktion pro Probenstelle, differenziert nach Unterfamilien oder Ernährungstypen.

6.2.7.1 *Ermittlung der artspezifischen Zahl der Generationen pro Jahr zur Produktionsberechnung*

Die im Breitenbach zu erwartende Zahl der Generationen pro Jahr konnte für sechs größere Arten mit einiger Sicherheit aus dem Auftreten verschiedener Stadien im Jahreslauf abgeleitet werden. Vier Arten mit relativ großen Individualgewichten hatten zwischen 1,0 und 2,5 Generationen pro Jahr (*Dorylaimus* sp., *Ironus tenuicaudatus* und *Semitobrilus pellucidus*). Die nächste Gruppe von etwas kleineren Arten wies zwischen 2,5 und 4,0 Generationen pro Jahr auf (*Semitobrilus allophysis*, *Plectus aquatilis* sowie *Monhystera paludicola* (siehe dort und Abb. 67: b), ausgefüllte Dreiecke). Bei kleineren Arten (Abb. 67: c), leere Dreiecke) waren vermutlich die Besammlungsintervalle im Verhältnis zur

Generationszahl zu lang und führten zu Interferenzen und daraus folgenden Fehlinterpretationen, vgl. Diskussion, S. 355.

Die Anwendung der originalen Vranken'schen Formel (Vranken & Heip 1986) auf die oben genannten sechs Arten ergab zwei- bis dreifach höhere Generationszahlen als die Analyse der Körperlängen. Für kleinere Breitenbacharten würden bis über 50 Generationen pro Jahr mit der unmodifizierten Vranken'schen Formel berechnet.

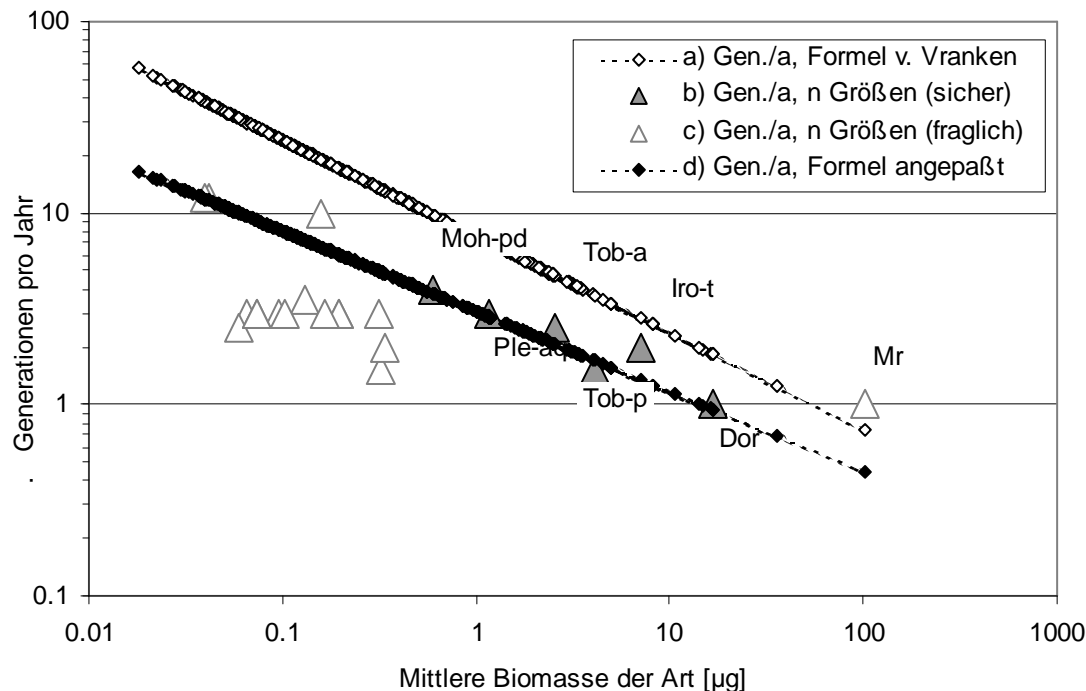


Abb. 67: Modifizierte und originale Vranken'sche Formel: Biomasse und Generationszahlen pro Jahr. Jeder Datenpunkt steht für eine Art. a) berechnet aus Biomasse nach Vranken & Heip 1986) beobachtet aus Größenkohorten im Breitenbach (Auswertung von Größenverteilungen im Jahreslauf für häufige große Arten), c) dito, aber als Fehlbeobachtungen interpretierte Generationszeiten für kleinere Arten) sowie d) modifizierte Formel für Breitenbach-Arten. Abkürzungen: Mohpd = *Monhystera paludicola*; Pleaq = *Plectus aquatilis*; Toba = *Epitobrilus allophysis*; Tobp = *Semitobrilus pellucidus*; Irot = *Ironus tenuicaudatus*; Dor = *Dorylaimus* sp.; Mr = *Mermithidae* spp..

Um für die im Breitenbach aufgetretenen Arten, bei denen die Entwicklung nicht verfolgt werden konnte (s. Diskussion) einen Schätzwert für die Zahl der Generationen pro Jahr zu erhalten, wurde die Vranken'sche Formel anhand der relativ sicheren Beobachtungen der oben genannten sechs Arten modifiziert. Die in Abb. 67 ebenfalls dargestellten Mermithiden wurden zur Formelermittlung nicht herangezogen, da es sich um parasitische Arten handelt, deren Entwicklungsgeschwindigkeit nicht mit der freilebender Arten vergleichbar ist. Die Koeffizienten a und b wurden durch lineare Regression der sechs logarithmierten Wertepaare (Abb. 67: d), ausgefüllte Rauten als originale bzw. rücktransformierte Werte) berechnet als

$$y = -0,42 x + 1,12, \quad R^2 = 0,88$$

Die beiden Parameter a und b wurden in der modifizierten Vranken'schen Formel verwendet:

$$D_{(t)} = \text{EXP}(1,12 - 0,42 \log_e M_s).$$

Mithilfe der modifizierten Vranken'schen Formel und den für das Breitenbachmaterial bestimmten mittleren Biomassen wurde für jede Art des Breitenbachs die Zahl der Generationen pro Jahr ermittelt. Erwartungsgemäß werden mit Hilfe der modifizierten Formel für Arten mit einer Biomasse von mehr als 1 µg zwischen ein und drei Generationen pro Jahr berechnet. Kleinere Arten mit etwa 0,1 µg Biomasse gehen mit etwa 8 Generationen pro Jahr in die Produktionsberechnung ein, die kleine dominante Art *Eumonhystera breitenbachi* mit etwas 12 Generationen pro Jahr, und die kleinsten Arten mit weniger als 0,01 µg Biomasse werden mit bis zu 16,6 Generationen berechnet.

6.2.7.2 Berechnung von Biomasse und Produktion:

Durch die Bestimmung der individuellen Biomasse konnte die Biomasse der Nematoden pro Volumeneinheit Sediment relativ genau bestimmt werden. Wie die Zahl der Generationen pro Jahr abgeschätzt wurden, wurde im vorherigen Abschnitt dargestellt. Bezogen auf die Individuenzahlen lag der Mittelwert für alle Arten bei 6,2 Generationen pro Jahr, bezogen auf die Biomasse dagegen bei nur 3,6 Generationen pro Jahr (1 - 16,6), da hier große Arten mit langsamerer Entwicklung stärker eingehen, s.o. (und dies ist die Ziffer, die in die Produktionsberechnung einging, wenn summarisch und nicht ohnehin als Produktion pro Individuum berechnet würde.)

Insgesamt waren 30660 Individuen in den quantitativ ausgewerteten 105 Proben enthalten³⁸, die zusammen eine Biomasse von 6353,2 µg hatten. Unter Berücksichtigung der Probenvolumina und sowie der verschiedenen Extraktionsverfahren und deren Effizienz müssen sich normalisiert etwa 53600 Individuen in den ausgewerteten Proben befunden haben (51 Individuen pro ml). Die mittlere individuelle Biomasse lag bei etwa 0,175 µ, das normalisierte Gesamt-Nassgewicht der Nematoden aller Proben betrug 9343 µg, d.h. 510 Individuen mit 89 µg Biomasse (Frischgewicht) pro 10 cm³ Sediment. Einen turnover von 3 und die der jeweiligen Art zugeordnete Zahl von jährlichen Generationen zugrundegelegt, lag ihre Produktion bei 960 µg Frischgewicht und 119 µg C pro 10 cm³ Sediment. Daraus ergibt sich ein P/B-Ratio von nur 10,7 für die Nematoden des Breitenbachs. Unter der konservativen Annahme, dass eine Schicht von 5 cm Tiefe gleichmäßig dicht besiedelt und die Schicht darunter unbesiedelt sei, berechnet sich die Nematodenproduktion mit 4,8 g/m²/a (Frischgewicht) bzw. 0,6 g Kohlenstoff pro Quadratmeter und Jahr.

In Tab. 43 werden die Anteile der Unterordnungen (nach Eyualem-Abebe et al. 2006a)) an der Abundanz und Biomasse dargestellt, in Tab. 44 an der Produktion.

³⁸ Präpariert wurden nur 28358, da bei vier Proben mit sehr hohen Abundanzen nur die Hälfte oder ein Viertel aller Individuen präpariert und bestimmt wurden.

Tab. 43: Anteile der Unterordnungen an der Abundanz und Biomasse pro Bachabschnitt

Unterordnung	<u>Abundanz</u> - Anteil der Unterordnung [%]				<u>Biomasse</u> – Anteil der Unterordnung [%]			
	Oberlauf	Mittellauf	Unterlauf	Gesamt	Oberlauf	Mittellauf	Unterlauf	Gesamt
Ironina	14,2	8,3	4,4	9,1	120,6	146,2	22,7	101,8
Alaimina	11,4	4,7	2,0	6,1	8,0	4,3	1,1	4,6
Diphterophorina	8,8	2,1	,8	3,9	6,4	2,7	,6	3,3
Tobrilina	64,4	52,9	63,3	59,1	200,4	177,6	442,1	262,2
Tripylina	17,8	3,3	,5	7,1	69,1	59,6	3,1	46,2
Dorylaimina	12,4	3,1	,2	5,3	34,6	7,0	,1	14,0
Nygolaimina	18,5	18,9	10,0	16,5	90,5	213,6	89,2	137,1
Mononchina	4,6	3,7	5,9	4,5	34,7	20,2	16,0	23,7
Mermithina	,1	,0	,3	,1	33,3	,0	68,9	31,0
Chromadorina	19,9	19,4	21,1	20,0	14,4	15,3	10,2	13,5
Desmodorina	2,1	2,0	1,7	2,0	,2	,6	,3	,4
Monhysterina	537,3	768,0	810,8	706,8	234,3	259,9	290,7	260,5
Araeolaimina	2,2	2,0	,8	1,8	,8	1,1	,5	,8
Plectina	20,6	29,2	21,7	24,6	23,7	42,2	18,4	29,2
Rhabditina	23,5	12,1	8,5	14,8	11,2	7,8	1,8	7,2
Tylenchina	226,7	63,8	44,3	109,7	109,3	38,8	32,3	59,9
Andere	15,4	6,5	3,7	8,6	8,6	3,1	2,1	4,6

Tab. 44: Anteile der Unterordnungen an der Produktion pro Bachabschnitt

Unterordnung	<u>Produktion</u> - Anteil der Unterordnung [%]			
	Oberlauf	Mittellauf	Unterlauf	Gesamt
Ironina	61,6	78,1	12,9	55,3
Alaimina	12,3	6,7	1,8	7,4
Diphterophorina	9,9	4,2	,8	5,3
Tobrilina	115,3	116,2	237,9	147,6
Tripylina	37,2	21,7	2,4	22,0
Dorylaimina	28,9	7,8	,1	13,1
Nygolaimina	40,3	67,7	28,2	47,8
Mononchina	15,7	13,0	9,7	13,1
Mermithina	3,5	,0	8,5	3,4
Chromadorina	20,1	21,4	17,3	19,9
Desmodorina	1,0	1,7	1,0	1,3
Monhysterina	408,1	528,6	594,6	504,0
Araeolaimina	2,0	3,2	1,3	2,3
Plectina	27,5	44,0	25,3	33,4
Rhabditina	18,4	12,9	4,1	12,5
Tylenchina	192,8	67,8	53,3	107,5
Andere	5,5	5,0	,8	4,1

Angaben jeweils in Promille und unter Weglassung von Vorkomma-Nullen, um die Größenordnungen besser sichtbar zu machen. Diese Aufschlüsselung nach Unterordnungen verdeutlicht: Hinsichtlich der Abundanz dominierten mit mehr als der Hälfte aller Individuen die Monhysterina an allen Standorten, gefolgt von den Tylenchina als einziger weiterer Unterordnung mit mehr als 10% Anteil an der Individuenzahl. Bei der Biomasse waren dagegen die Tobrilina an Platz 1, dicht gefolgt von den Monhysterina. Auch Dorylaimiden (Nygolaimina) und Ironina

trugen ebenfalls je mehr als 10% der Biomasse bei. Aufgrund der geringeren Generationszahl dieser großen Räuber kehrte sich das Muster bei der Produktion dagegen wieder um, wo die Monhysterina wieder an allen Standorten eindeutig dominierten, wenn auch nicht ganz so deutlich wie bei den Abundanzen. Auf Unterordnungsniveau sind diese Ergebnisse graphisch

nicht gut darzustellen, da sehr unübersichtlich. Dagegen bot es sich an, die gleichen Zusammenhänge für die Ernährungstypen grafisch darzustellen (siehe Abb. 70, S. 329).

Um den zeitlichen Aspekt und hier insbesondere die interessante Periode nach dem ersten Hochwasserereignis zu beleuchten, wurden die relativen Abundanzen sowie Biomassen der häufigsten Taxa für ausgewählte Zeiträume tabellarisch dargestellt (Tab. 46). Die Produktion der Nematoden ließe sich in ähnlicher Weise darstellen. Da die Reihenfolge der Taxa jedoch weitgehend der nach den Abundanzen entsprach, nur mehr Unsicherheiten birgt, wurde hier auf eine Darstellung verzichtet. Die dargestellten Zeiträume stimmen mit den in den Tafeln 1-39 verwendeten Dreimonatszeiträumen weitgehend überein, nur dass für den Mittel- und Unterlauf zum Jahreswechsel als "Herbst 94" nur Oktober und November 94, als "Winter 94" Dezember 94 und Januar 95 (vor dem ersten Flutereignis) und als "Hochwasser 95" die Termine Februar und März 95 zusammengefasst dargestellt wurden. Damit man die relativen Abundanzen auch absolut einordnen kann, wurde in der ersten Zeile jedes Blockes die mittlere Abundanz bzw. Biomasse pro Probe (10 ml Sediment) angegeben. Dies soll auch den Vergleich mit anderen Untersuchungen erleichtern. Um die Abundanzen bzw. Biomassen pro 10 cm² herzuleiten, müssen die entsprechenden Absolutwerte mit 5 multipliziert werden³⁹.

Die fett dargestellten Taxa trugen kumulativ je über 50% zur jeweiligen Abundanz oder Biomasse bei, die folgenden Taxa pro Block wurden jedoch ebenfalls dargestellt.

Tab. 45: In Tab. 46 verwendete Abkürzungen für die Taxa

Kürzel	Taxon	Kürzel	Taxon	Kürzel	Taxon
Ccn	<i>Criconematidae</i>	Hcy	<i>Hemicycliophoridae</i>	Oxyd	<i>Oxydirus</i>
D	<i>Dorylaimida</i> indet.	Heli	<i>Helicotylenchus</i>	Plec	<i>Plectus</i> spp.
Dory	<i>Dorylaimus</i> spp.	Iron	<i>Ironus</i> spp.	Pris	<i>Prismatolaimus</i>
Ethmprat	<i>Ethmolaimus pratensis</i>	Mnch	<i>Mononchus</i> spp.	RH	<i>Rhabditina</i>
Etoballo	<i>Epitobrilus allophysis</i>	Monh	<i>Monhystera</i> indet.	STobpell	<i>Semitobrilus pellucidus</i>
Eumo	<i>Eumonhystera</i> indet.	Monhpalu	<i>Monhystera paludicola</i>	T	<i>Tylenchina</i> indet.
Eumobtb	<i>Eumonhystera breitenbachi</i>	Monhsp03	<i>Monhystera</i> sp. 3	Ther	<i>Theristus</i>
Eumodisp	<i>Eumonhystera dispar</i>	Monhsp04	<i>Monhystera</i> sp. 4	Tobr	<i>Tobrilus</i> spp.
Eumofili	<i>Eumonhystera filiformis</i>	More	<i>Monhystrella</i> spp.	Tripy	<i>Tripyla</i> spp.
Eumovulg	<i>Eumonhystera vulgaris</i>	Mrm	<i>Mermithidae</i>	Ty	<i>Tylenchidae</i> indet.

³⁹ Die Übertragung von Angaben pro Volumen Sediment auf Sedimentoberfläche erfolgt unter der Annahme, dass alle Nematoden in den obersten 5 cm zu finden seien und die Schicht darunter unbesiedelt sei. Dann entspräche eine Fläche von 10 cm² einem Sedimentvolumen von 50 ml. In Wirklichkeit fielen die Abundanzen mit zunehmender Tiefe ab, wobei im Ober- und Mittellauf auch noch in 5-10 cm Tiefe erhebliche Abundanzen gefunden wurden, während im Unterlauf phasenweise nur die obersten mm dicht besiedelt waren.

Tab. 46 Relative Anzahlen und Biomassen der häufigsten Arten oder Gattungen in Raum und Zeit.
Taxa mit fetter Signatur erreichten zusammen über 50% der jeweiligen Probenstelle im Zeitabschnitt.
(Biomasseangaben in Klammern wurden ohne den Beitrag der Mermithiden berechnet)

Oberlauf Abundanzen							
	Sommer 94	Herbst 94	Winter 94/95	Hochwasser 95	Frühjahr 95	Sommer 95	Gesamt
[#/10ml]	1922	324	Keine Daten	355	419	320	674
Relative Abundanz %	Eumobtb 22,7	Eumobtb 17,8	Proben von Dezember 94 und Januar 95 (vor dem ersten Flutereignis) nicht ausgewertet	Eumobtb 14,4	Eumobtb 14,8	Ty 14,7	Eumobtb 19,1
	Eumodisp 12,5	Monh 9,7		Ty 11,7	Ty 14,5	EToballo 10,3	Eumo 9,8
	Eumo 12,1	Eumo 8,3		Pris 10,0	Pris 8,5	Pris 8,9	Eumodisp 7,2
	Eumovulg 7,6	Eumovulg 7,7		Eumo 5,3	Eumo 7,8	Ethmprat 8,6	Ty 7,1
	Heli 5,1	Iron 6,6		Monh 5,1	Eumovulg 3,6	Eumobtb 6,9	Eumovulg 6,0
	Ty 3,9	Ty 4,3		Plec 4,6	Iron 3,1	T 5,0	Heli 3,9
Mittellauf Abundanzen							
[#/10ml]	1579	182	768	268	361	681	595
Relative Abundanz %	Eumobtb 42,0	Eumobtb 22,8	Eumobtb 38,7	Eumobtb 12,6	Eumobtb 23,7	Eumobtb 20,0	Eumobtb 33,0
	Eumo 17,5	Eumo 13,7	Eumo 16,1	Ty 12,4	Eumo 12,1	Eumo 8,2	Eumo 14,4
	Eumodisp 14,5	EToballo 7,9	Eumovulg 6,7	Pris 11,1	Eumovulg 5,3	Monh 7,7	Eumodisp 7,5
	More 4,7	Ther 5,2	Monh 6,3	Eumo 6,6	Ty 4,1	D 6,1	Eumovulg 4,7
	Eumovulg 4,4	Eumovulg 4,1	More 3,9	Hcy 3,4	More 3,6	Ty 5,0	More 3,7
	Monh 2,7	Ethmprat 3,4	Pris 3,8	Eumovulg 3,2	Eumofili 3,2	Eumodisp 4,1	Monh 3,6
	Eumofili 2,0	Plec 3,1	Eumofili 3,8	Plec 3,1	Ethmprat 3,1	Eumovulg 3,9	Ty 2,6
Unterlauf Abundanzen							
[#/10ml]	444	341	834	74	274	243	332
Relative Abundanz %	Eumobtb 28,8	Eumobtb 27,9	Eumobtb 34,9	Eumobtb 21,5	Eumobtb 23,0	Eumobtb 20,3	Eumobtb 27,8
	Eumo 21,3	Eumo 13,8	Eumo 19,9	Eumo 18,5	Eumo 15,1	Eumo 9,1	Eumo 16,8
	Eumofili 8,8	Monh 13,3	Eumovulg 11,5	Ty 6,6	More 5,2	Ty 9,1	Eumodisp 8,2
	Monh 6,9	Eumovulg 6,5	Eumofili 6,7	Eumovulg 6,4	Eumofili 4,6	EToballo 7,3	Eumovulg 6,5
	Eumovulg 5,8	Eumofili 5,4	EToballo 5,2	Eumofili 5,2	Eumovulg 4,1	Monh 5,4	More 6,3

Oberlauf Biomasse							
	Sommer 94	Herbst 94	Winter 94/95	Hochwasser 95	Frühjahr 95	Sommer 95	Gesamt
µg/10ml	298	88 (74)	Keine Daten	61	97	61	123 (119)
Relative Biomasse %	Eumodisp 19,6	Iron 30,7	Proben von Dezember 94 und Januar 95 (vor dem ersten Flutereignis) nicht ausgewertet	Iron 15,3	STobpell 40,5	EToballo 29,1	Iron 12,1
	Tripy 12,7	Mrm 15,4		Dory 13,7	Iron 21,1	Iron 24,6	STobpell 12,0
	EToballo 5,3	STobpell 8,8		STobpell 6,9	Prod 4,0	Ethmprat 10,9	Eumodisp 9,6
	Eumobtb 4,3	EToballo 7,2		EToballo 6,4	EToballo 3,7	Mnch 5,7	Tripy 6,9
	Oxyd 4,0	Monh 3,3		Mnch 6,1	Monhpalu 2,7	STobpell 4,0	EToballo 6,8
	STobpell 4,0	Monhpalu 3,0		Tripy 5,8	Mnch 2,3	Pris 3,4	Mrm 3,3
Mittellauf Biomasse							
µg/10ml	133	35	73	39	100	185	86
Relative Biomasse %	Eumodisp 24,0	Iron 21,9	Iron 26,5	Iron 15,8	Dory 21,5	Tripy 20,0	Iron 14,8
	Eumobtb 12,9	EToballo 18,6	Eumobtb 9,6	Tripy 13,2	STobpell 12,5	Iron 18,8	Dory 11,4
	EToballo 10,4	Dory 7,9	STobpell 7,5	Hcy 6,9	Iron 11,8	Dory 15,9	EToballo 8,7
	Iron 9,9	Ther 6,1	Dory 7,0	D 5,5	EToballo 7,2	EToballo 8,7	Eumodisp 7,4
	Apcl 5,7	Tripy 5,1	EToballo 6,4	Pris 4,9	D 7,0	Mnch 5,1	STobpell 6,5
	Eumo 5,1	STobpell 3,4	Monh 5,6	Dory 4,6	Prod 5,8	Apcl 4,6	Eumobtb 5,7
Unterlauf Biomasse							
µg/10ml	74	85	81	26 (7)	41	62 (38)	66 (61)
Relative Biomasse %	STobpell 22,2	STobpell 53,0	EToballo 23,5	Mrm 74,4	EToballo 17,6	Mrm 38,8	STobpell 33,1
	D 9,9	Monhpalu 12,2	STobpell 16,5	Dory 4,5	STobpell 12,6	EToballo 24,5	Monhpalu 8,3
	Tobr 9,3	Monh 5,7	Monhpalu 13,5	Monhpalu 4,0	Dory 11,5	STobpell 4,0	Mrm 7,0
	Iron 7,8	Tobr 5,2	Eumobtb 8,5	Ccn 1,9	Mnch 9,3	Mnch 4,0	EToballo 6,8
	Eumofili 6,6	Dory 2,9	Eumo 5,9	Eumo 1,3	Ccn 4,7	Eumodisp 2,4	Tobr 4,8
	Dory 5,9	Eumobtb 2,7	Monhsp03 5,8	EToballo 1,2	Eumobtb 3,5	Monhsp04 2,3	Monh 4,4

Eumonhystera breitenbachi war an allen Probenstellen die häufigste Art, nur im Sommer 1995 waren im Oberlauf andere Arten häufiger. Auch im Sommer 1994 waren viele Tylenchiden in den Proben des Oberlaufes gefunden worden, da sie jedoch auf eine Reihe verschiedener Taxa entfielen, fiel auf keines der individuellen Tylenchiden-Taxa ein höherer Anteil als auf die *Eumonhystera*-Taxa. Vor dem Hochwasser waren die vier häufigsten Taxa alle Monhysteriden, danach wurde diese Dominanz etwas abgeschwächt, aber nicht grundsätzlich beendet. Bis auf die Tylenchiden, von denen die meisten terrestrische Habitate bevorzugten, handelte es sich auch bei den hinzugekommenen Arten durchweg um aquatische.

Bei der Biomasse dominierten dagegen große Enoplea, nämlich *Ironus*, zwei *Tobrilus* s.l. - Arten und *Dorylaimus*. Weiterhin machte ein einzelner Mermithide im Herbst 94 über 15% der Gesamtbiomasse der Nematoden des Oberlaufes aus. Grundsätzlich änderte sich an der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft durch das Hochwasser wenig.

Auch im Mittellauf dominierte *Eumonhystera breitenbachi* zu allen Zeitperioden, nach dem Hochwasser war der Anteil der Art an der Gesamtlebensgemeinschaft am niedrigsten. Interessanterweise waren die Individuenzahlen nach dem Hochwasser nicht die niedrigsten im Jahreslauf: Im Herbst 94 wurden im Mittel weniger Individuen pro Probe gefunden. Während in den Perioden vor dem Hochwasser die fünf häufigsten Taxa immer Monhysteriden waren, war *E. breitenbachi* nach dem Hochwasser die einzige von den fünf häufigsten. In den folgenden Monaten nahm der Anteil der Monhysteriden jedoch wieder zu. Hinsichtlich der Biomasse dominierten am Mittellauf generell ähnliche Enoplea wie im Oberlauf (also *Ironus*, *Epitobrilus allophysis*, *Semitobrilus pellucidus*, *Dorylaimus*, aber auch die größere Art *Eumonhystera dispar*, die auch im Oberlauf zu Beginn der Untersuchungsperiode den größten Anteil der Biomasse beigetragen hatte. Während der Anteil von *Ironus* an der Lebensgemeinschaft auch um das Hochwasser herum nur wenig schwankte, sanken die Anteile der Tobriliden und insbesondere Monhysteriden nach dem Flutereignis kurzfristig ab, während gleichzeitig die Anteile von *Tripyla*, *Hemicycliophora* und *Prismatolaimus* zunahmen, so dass sie zu den Gattungen gehörten, die kumulativ über 50% der Biomasse ausmachten. Vor dem Flutereignis steuerte *Eumonhystera breitenbachi* erhebliche Anteile zur Biomasse bei, danach nicht mehr; bis zum Ende des Untersuchungszeitraumes war die Art hinsichtlich der Biomasse nicht mehr unter den bedeutenden Taxa.

Im Unterlauf dominierten die Monhysteriden noch stärker, nur nach dem Flutereignis wurde überhaupt ein Taxon unter den 5 häufigsten gefunden das nicht den Monhysteriden zugehörte, und dieses war keine Art, sondern das Sammeltaxon "unbestimmbare Tylenchidae" (vorw. Juvenile). Nach dem Hochwasser waren die absoluten Abundanzen um den Faktor 10 niedriger als zuvor, stiegen allerdings innerhalb von 8 Wochen um den Faktor 4 wieder an. Auch hinsichtlich der Biomasse war ein deutlicher Einbruch in der Folge des Hochwassers zu verzeichnen. Wenn man die Biomasse zweier Mermithiden nicht berücksichtigt, fiel auch die Biomasse nach dem Flutereignis um den Faktor 10 ab (auf 7 µg/10 ml Sediment, sonst lag sie auch im Unterlauf bei 38 - 85 µg/10ml).

Bei Beschränkung der Betrachtung auf die quantitativ bedeutendsten Taxa ist also zu konstatieren, dass die Lebensgemeinschaft relativ gleichförmig war, auch das Artinventar bot keine Überraschungen. Das Hochwasserereignis hatte im Mittel- und insbesondere Unterlauf starke quantitative Auswirkungen, die Änderungen in der Zusammensetzung der

Lebensgemeinschaft waren jedoch eher kurzfristiger Art. Allerdings stellten die Monhysteriden vor dem Flutereignis einen größeren Anteil der Biomasse als danach, insbesondere im Mittel- und Unterlauf waren die Biomassen zum Ende der Untersuchung noch deutlich verschieden von den Verhältnissen vor dem Flutereignis. Erwähnenswert ist schließlich, dass nicht nur diverse Monhysteriden sympatrisch und synchron koexistierten, sondern dass auch zwei Tobrilidenarten (*Epitobrilus allophysis* und *Semitobrilus pellucidus*) an allen drei Probenstellen mit ähnlichen Häufigkeiten gemeinsam vorkamen und sich bisweilen den ersten Platz hinsichtlich der Biomasse streitig machten.

6.2.8 Zusammenfassende Analyse der Nematoden-Lebensgemeinschaft

6.2.8.1 Interaktionen mit anderen Organismen

Für viele aquatische freilebende Nematoden gibt es Beobachtung zu ihren Ernährungsgewohnheiten (z.B. Hirschmann 1952, Prejs 1988, Traunspurger 2000), Eyuaalem-Abebe et al. 2006a). Oft wird von Beobachtungen an einzelnen Arten auf größere Gruppen geschlossen werden. Auch gibt es einzelne Untersuchungen zu Ernährungsgewohnheiten individueller Arten, wobei generell über die Strategien mariner oder terrestrischer Arten mehr bekannt ist als von aquatischen Arten.

Die vorliegende Arbeit kann in dieser Hinsicht nur Anekdotisches beitragen; viele der beobachteten Interaktionen waren schon Meyl 1961 bekannt. Die wesentlichen Beobachtungen werden bei der Behandlung der einzelnen Arten erwähnt, weiterhin werden die Befunde im Abschnitt 6.3.6, S. 361 ff. zusammengefasst und diskutiert.

Diphterophora wurde mit pennalen Diatomeen im Darm gefunden. Dies war die einzige Art des Breitenbachs, bei der diese Art Nahrung beobachtet wurde; bei weiteren wie *Ethmolaimus pratensis* und *Achromadora* spp. ist die Nutzung dieser Ressource jedoch auch zu erwarten. Bei den Dorylaimiden ist die Frage der Nahrungsquelle nur durch direkte Beobachtung zu klären, da diese die Beute anstechen und aussaugen, so dass keine erkennbaren Strukturen aufgenommener Nahrung in ihrem Darm zu erkennen sind. In der Petrischale konnte ich saugende Prädatoren nie bei der Nahrungsaufnahme beobachten, sie sind allerdings auch viel seltener als die Bakterienfresser.

Saugpumpbewegungen waren bei Monhysteriden, Plectiden und Rhabditiden in Petrischalen und auf dem Objektträger stets zu beobachten. Inwieweit diese Bakterienfresser sich tatsächlich von den Bakterien selbst ernähren oder eher von gelöster organischer Substanz, ist eine andere Frage, die im Abschnitt 6.3.6.2, S. 365 diskutiert wird.

Mehrere Exemplare der Art *Epitobrilus allophysis* hatten den Darm mit mehreren Dutzend peritricher Ciliaten-Zellen gefüllt war, vermutlich der Gattungen *Carchesium* (Abb. 68) und *Vorticella* (cf. *monilata*), möglicherweise weitere. Morphologisch fiel hier auf, dass die erbeuteten Ciliaten nur wenig größer als die Mundhöhle waren und gut hineinpassten. Man kann sich vorstellen, wie die Nematoden die Ciliaten einen nach dem anderen von der

Kolonie abgerupft haben könnten - leider wurde der Vorgang selbst nicht beobachtet. Auch *Semitobrillus pellucidus* nutzte sessile Ciliaten als Nahrung.

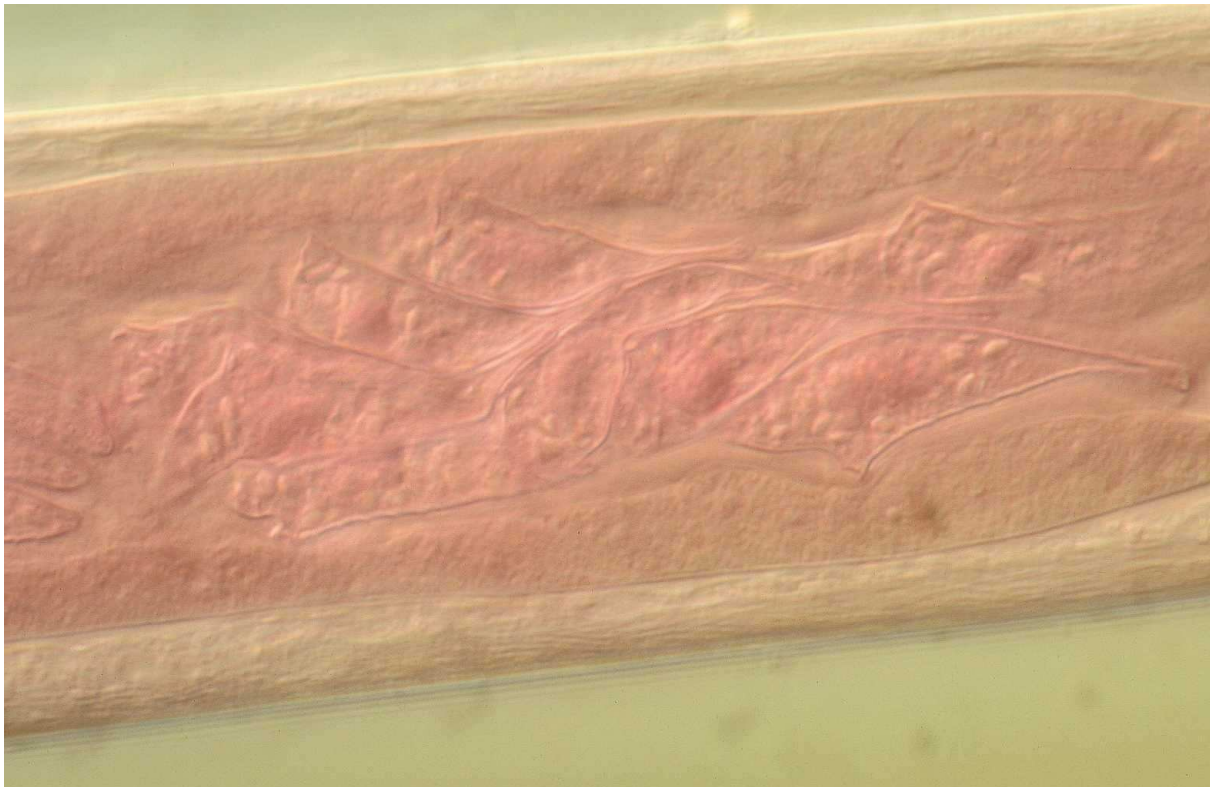


Abb. 68: Darminhalt von *Epitobrillus allophysis* - peritriche Ciliaten-Zellen, cf. *Carchesium* sp.
Foto H. Christl

Umgekehrt wurden in zwei Proben hypotriche Ciliaten mehrfach als Räuber beobachtet, die kleinere Nematodenindividuen als Ganzes aufgenommen hatten. Bei den Ciliaten handelte es sich definitiv um die Ordnung Spirotricha, Unterordnung Hypotricha, vermutlich der Gattung *Keronopsis* oder *Holostychia* angehörend (Packroff, pers. Mittlg.). Ein juveniler Tylenchide wurde mit dem Hinterende voran aufgenommen, das Vorderende ragte noch wie eine Zigarre heraus (Abb. 69). Auch *Eumonhystera* wurde als Beute dieser Ciliaten mehrfach beobachtet.

Die Monhysteriden als häufigste Gruppe waren überhaupt am ehesten als Beute anderer Organismen zu beobachten, insbesondere anderer Nematoden. Ein Individuum von *Tripyla* wurde mit einem Monhysteriden in der Mundöffnung beobachtet, auch ein juveniler Mononchida wurde mit einem Tylenchiden im Darm beobachtet. Ein *Epitobrillus allophysis* - Individuum hatte zwei noch gut erkennbare Nematoden im Darm, nach der Oesophagusstruktur der erbeuteten Individuen könnte es sich dabei um Rhabditiden, *Plectus* oder *Cylindrolaimus* gehandelt haben.



Abb. 69: Ciliat der Ordnung Spirotricha, cf. *Keronopsis* oder *Holostychia* mit Nematode als Beute
Foto H. Christl

Pilzhyphen ebenso wie Wurzelzellen gelten als Hauptnahrungsquelle der meisten Tylenchina (Sohlenius et al. 1977), wobei umstritten ist, welche Nahrungsquelle überwiegt (Bongers et al. 1997, Yeates 1994, Neher & Darby 2006). Direkte Beobachtungen zu dieser Interaktion wurden in dieser Arbeit nicht gemacht. Allerdings wurden mehrere von Pilzhyphen durchwachsene Nematoden beobachtet, deren Erhaltungszustand nahe legt, dass es sich dabei nicht nur um saprophytische Interaktionen handelt, sondern eher um Parasitismus, auch dies eine Beobachtung, die bereits Meyl 1961 beschrieb. So wurden zwei von Hyphen durchwachsene Individuen der Art *Epitobrilus allophysis* beobachtet (leider nur fixiert), deren Erhaltungszustand jedoch vermuten ließ, dass sie zum Zeitpunkt der Fixierung vermutlich noch gelebt hatten.

Ein Exemplar von *Epitobrilus allophysis* wurde gefunden, dessen Körperlumen um den Oesophagus von birnenförmigen Zellen mit Flagellen erfüllt war, vermutlich Sporozoen. Auch eine Reihe von Tylenchiden und Monhysteriden, die von Sporozoen befallen waren, wurden beobachtet. Nur ein Fall eines echten nematodenfangenden Pilzen wurde direkt im Material beobachtet, der noch gut erhaltene Nematode der Gattung *Eumonhystera* steckte in Höhe der Cardia in einer Hyphenschleife fest (möglicherweise Gattung *Drechslerella*, eine Hyphomycetengattung innerhalb der Orbiliales (Orbiliomycetes), Nomenklatur nach Li et al. 2005). Etliche Individuen wurden beobachtet, aus deren Körperöffnungen wie Anus, Vulva oder auch Amphidenöffnungen Hyphen herauswuchsen. Da es sich um fixiertes Material handelte, ist nicht klar, inwieweit es sich um eine postmortale Infektion handelte, um Parasitismus oder Übergangsformen. Der gute Erhaltungszustand einiger der befallenen

Nematoden lässt vermuten, dass das Pilzwachstum bei den noch lebenden Nematoden eingesetzt haben dürfte.

Eine andere Form der Interaktion bestand zwischen Bakterien und Nematoden bei lebenden Nematodenindividuen, deren Kutikula großflächig, meist im vorderen bis mittleren Bereich des Körpers, von einer geschlossenen Schicht kokkaler Bakterien bedeckt war. Diese saßen dicht an dicht, so dass es im optischen Schnitt wie eine Schicht Kopfsteinpflaster aussah, in der Aufsicht war ein wabenartiges hexagonales Muster zu sehen. Auch derlei umwachsene Nematoden konnten intern noch intakt sein und sich bewegen, wirkten in ihrer Fortbewegung jedoch stark beeinträchtigt. Auch hier scheint es fließende Übergänge zwischen Destruenten und Parasiten zu geben.

Zur Einordnung dieser Beobachtungen siehe Diskussion der trophischen Rolle der Nematoden.

Es sei nochmals festgestellt, dass die im Verlauf dieser Arbeit beobachteten Interaktionen generell der Wissenschaft nicht neu waren, sondern ähnliche Beobachtungen bereits in alten Werken wie Meyl 1961 erwähnt wurden. Lediglich die Ingestion ganzer Nematoden durch limnische Ciliaten scheint so noch nicht beobachtet worden zu sein.

6.2.8.2 *Aquatisch oder terrestrisch?*

Im Mittellauf und Unterlauf war eine Abnahme der Besiedlungsdichte des Sedimentes während der Wintermonate zu beobachten, in denen zwei Hochwässer die Bachsohle erheblich umgestalteten. Um die Hypothese zu prüfen, ob während und nach einem Hochwasserereignis terrestrische Nematoden der Umgebung in den Bach gespült werden und Bachnematoden weggeschwemmt werden, wurden die mittleren Abundanzen terrestrischer und aquatischer Gruppen tabellarisch zusammengefasst. Dabei wurden innerhalb systematischer Großgruppen aquatische, amphibische und terrestrische Gattungen oder Arten differenziert wie folgt.

Die Rhabditida (Tylenchina und Rhabditina) gelten als überwiegend terrestrisch mit einigen wenigen amphibischen und nur sporadisch aquatischen Arten, von denen keine im Breitenbach nachgewiesen wurde. Daher wurden alle Rhabditida abzüglich *Helicotylenchus* als terrestrisch gelistet. Die Gattung *Helicotylenchus* beinhaltet auch Arten, die als amphibisch gelten (Bongers 1988, Siddiqi 1986). Da auch bei diesen die Juvenilen größtenteils nicht bis zur Art bestimmt wurden und die Artdiagnosen auch etwas unsicher blieben, wurde für diese Fragestellung nicht über die Gattung hinaus differenziert.

Als vorwiegend aquatisch werden die Monhysteridae angesehen, die terrestrische Gattung *Geomonhystera* trat in den Proben nicht auf. Bei *Plectus* gilt *P. aquatilis* als aquatisch (hier passt der Name, obwohl die Art bisweilen auch in feuchten terrestrischen Habitaten gefunden werden kann), *P. exinocaudatus*, in den Proben sogar häufiger als *P. aquatilis*, wurde dagegen bisher meist in terrestrischen Habitaten gefunden (Zell 1993), daher werden die Arten separat aufgeführt.

Die meisten übrigen Enoplida gelten als mehr oder weniger amphibisch. Da die Gruppe in eher niedrigen Anzahlen in den fraglichen Monaten Januar und Februar auftraten, wurden nur die häufigen und sicher als aquatisch einzustufenden Gattungen *Ironus*, *Tobrilus* oder *Tripyla* als aquatisch klassifiziert und separat aufgeführt.

Von den Alaimidae und Mononchidae ist keine der Gattungen eindeutig aquatisch oder terrestrisch, auch waren die Individuenzahlen zu niedrig, um eine weitere Aufteilung zu rechtfertigen, daher wurden beide Gruppen als amphibisch eingeordnet.

Ebenfalls heterogen und schwierig ist die Zuordnung aquatisch oder terrestrisch bei den Dorylaimiden. Im fraglichen Zeitraum waren ohnehin nur einige Gattungen in den Proben vorhanden, von denen *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Dorylaimoides* und *Epidorylaimus* in der Regel als terrestrisch eingestuft werden (vgl. Bongers 1988, Siddiqi 1986), während

Tab. 47: Sedimentbesiedlung terrestrischer und aquatischer Gruppen vor und nach Hochwasser
Gruppenweise Zusammenfassung jeweils für D (Mittellauf) und G (Unterlauf). Der Beginn der Hochwasserperiode (Februar 1995) ist durch eine stärkere Linie markiert. Die jeweils höhere Besiedlungsdichte (Angaben in Individuen pro 10 ml) ist fett hervorgehoben.

	Gruppe	c-p	Ort	J 94	A 94	S 94	O 94	N 94	D 94	J 95	F 95	M 95	A 95	M 95	J 95	J 95
A Q U A T I S C H	Monhysteridae	2	D	18	2882	843	60	152	724	557	98	96	145	161	511	396
			G	240	396	-	-	286	592	923	48	-	-	191	-	130
	Plectus aquatilis	2	D	0,2	2,5	1,3	0,7	0,8	1,2	4,8	0,0	1,2	0	0,6	7,5	5,4
			G	0,4	0,1	-	-	0,2	0	0	0,4	-	-	0,2	-	0,9
	Ironus, Tobrilus und Tripyla	4,3	D	3	28	47	20	31	26	82	46	17	20	24	77	54
			G	24	25	-	-	22	20	79	4	-	-	28	-	27
	Dorylaimus und Dorylaimellus	5	D	0,3	0,5	4,1	2,2	3,4	1,9	3,6	1,4	0,9	3,5	3,7	7,4	11,7
			G	1,6	3,2	-	-	0,6	0	0	0,4	-	-	1,2	-	0,5
A M P H I B I S C H	Helicotylenchus	P3	D	0,7	1,5	1,9	0,5	2,7	0,3	2,6	2,1	0,8	0,5	3,5	4,1	0,0
			G	0,0	0,3	-	-	0,0	0	0,0	0,3	-	-	0,5	-	0,4
	Enoplida	4	D	4	40	25	10	21	40	37	30	33	24	23	99	53
			G	8	18	-	-	14	4	28	7	-	-	22	-	15
	Alaimidae	4	D	0,0	2,5	5,3	3,5	1,2	1,4	1,3	4,5	1,1	0	2,4	10,6	1,7
			G	0,0	1,0	-	-	0,5	0	0	0,3	-	-	0,9	-	1,5
	Mononchidae	4	D	0,2	0,0	0	0,5	1,9	0	0	1,4	0	0	0,5	6,2	15,0
			G	0,9	1,8	-	-	1,3	0	0	0,2	-	-	5,1	-	4,3
T E R R E S T R I S C H	Rhabditida ohne Helicotylenchus	1-2	D	3	37	28	9	9	12	21	55	17	10	15	54	68
			G	14	10	-	-	10	0	0,0	8,3	-	-	17	-	36
	Plectus exinocaudatus	2	D	0,0	2,0	0,7	0,4	0,4	0,3	1,5	1,5	2,3	1,8	1,3	0	0
			G	0,0	0,8	-	-	0,9	0	0	0,2	-	-	0,2	-	1,6
	Dorylaimina ohne Dorylaimus und Dorylaimellus	5	D	2,6	10,7	7,1	4,9	9,8	7,1	3,6	15,0	5,4	3,5	16,9	22,7	55,2
			G	4,2	7,0	-	-	3,1	0	1,6	1,3	-	-	4,4	-	4,6

Dorylaimellus und *Dorylaimus* zumindest auch amphibische Arten enthalten (vgl. Loof, 1999, 2001, Eyuallem-Abebe 2006). Daher wurden diese beiden von den übrigen *Dorylaimina* separiert und getrennt dargestellt.

In Tab. 47 sind nur die Reihen von Mittellauf (D) und Unterlauf (G) aufgeführt, da vom Oberlauf (A) keine Januar-Probe ausgewertet werden konnte.

Die Daten der aquatischen Gruppen zeigten im Februar generell einen deutlichen Einbruch im Vergleich zum Vormonat, insbesondere die Monhysteriden. Demnach wurden tatsächlich erhebliche Teile der aquatischen Nematodenpopulationen aus ihrem Habitat fortgespült, vermutlich zusammen mit Teilen des Sedimentes. Umgekehrt nahmen die Individuenzahlen der terrestrischen Gruppen von Januar auf Februar generell zu, was als eine Bestätigung der Hypothese angesehen wird, dass Bodennematoden bei Hochwasserereignissen in signifikanten Anzahlen in aquatische Habitate verdriftet werden.

Weiterhin ist interessant, dass nicht alle Gruppen gleichermaßen stark betroffen waren. Die Abundanzen der Monhysteriden waren nach dem Hochwasser um etwa eine Größenordnung niedriger als zuvor. Dies galt jedoch nicht für gleichfalls aquatische, aber größere Enopliden oder Dorylaimiden. Auf diesen Aspekt wird weiter oben beim Maturity-Index (S. 283) und in der Diskussion (S. 341) eingegangen.

6.2.9 Abschätzung der quantitativen trophischen Rolle der Nematoden im Sediment

Nach den Ergebnissen des vorigen Abschnittes und der multivariaten Analysen der Individuenzahlen bestehen sowohl zwischen den Probenstellen als auch zwischen den Proben vor- und nach dem Hochwasser Unterschiede, die einen erheblichen Anteil der

Tab. 48 Übersicht quantitativer Ergebnisse (alle Taxa) nach Probenstelle und Zeitabschnitt differenziert für Periode vor- und nach Flutereignis)

Ort	A - Oberlauf	D - Mittellauf	G - Unterlauf	Mittel
Nematodenanzahl [# / ml]				
Vor Flut	112,3	85,6	41,5	69,3
Nach Flut	37,5	37,2	18,8	31,9
Mittelwert	67,4	59,5	33,2	51,1
Nematodenbiomasse [μg (ww) / ml]				
Vor Flut	19,3	9,5	8,3	10,722
Nach Flut	7,6	8,9	3,93	7,051
Mittelwert	12,3	9,2	6,7	8,887
Nematodenproduktion [μg C / ml]				
Vor Flut	29,5	14,8	10,2	15,3
Nach Flut	9,5	9,9	4,3	8,1
Mittelwert	17,5	12,1	8,0	11,8

Gesamtvariabilität erklären. Diese Unterschiede sollten nicht nur bei den Individuenzahlen sondern auch bei Biomasse und Produktion erkennbar sein. In Tab. 48 werden summarisch Werte für diese Parameter, aufgeschlüsselt nach Probenstelle und Zeitraum (vor-nach Hochwasser) dargestellt.

Bei dieser Gruppierung der Proben in sechs Gruppen, differenziert nach Probenstelle und der Perioden vor und nach dem Hochwasser konnten einige signifikante Unterschiede ermittelt werden (u-test, $\alpha = 0,05$). Beim Vergleich zwischen den Proben vor- und nach dem Hochwasserereignis waren nur im Unterlauf signifikante Unterschiede festzustellen, dies aber für alle drei Parameter (Abundanz, Biomasse und Produktion). Im Bachlängslauf unterschieden sich vor dem Hochwasser die Abundanzen und Produktionswerte verschiedener Probenstellen nicht signifikant, während die Biomasse des Oberlaufes sich schwach signifikant⁴⁰ von denen des Mittel- und Unterlaufes unterschied. Nach dem Hochwasser waren signifikante Unterschiede zwischen Ober- und Unterlauf sowie zwischen Mittel- und Unterlauf festzustellen, und zwar hinsichtlich aller drei Endpunkte, während sich die Proben des Ober- und Mittellaufes hier nicht signifikant unterschieden (alle t-Test oder u-Test⁴¹, zweiseitig, $\alpha = 0,05$).

Die gleichen Daten können auch nach Ernährungstypen aufgeschlüsselt werden, graphisch dargestellt in Abb. 70. Es wird weder der verbreiteten Klassifikation nach Wieser (1953) noch der von Yeates et al. 1993 gefolgt, sondern einer vereinfachten nach Traunspurger 1997a: Die Differenzierung zwischen "selective" und "non-selective deposit feeder" oder zwischen "omnivor" und "carnivorous" bedingt aufgrund fehlender autökologischer Informationen mehr Unsicherheit als zusätzliche Differenzierung. Auch die Zusammenfassung der verschiedenen saugenden Gruppen als "suction feeders" scheint sinnvoll, da bei den Tylenchomorphen nicht klar zwischen Pilzhypen oder Wurzelzellen anstechenden Gruppen unterschieden werden kann, das Konzept der "hyphal feeders" also sehr unsicher ist (Yeates et al. 1993), und selbst bei den Dorylaimiden es Arten gibt, die unterschiedslos pflanzliches wie tierisches Material aufzunehmen scheinen.

Der erste Gruppe der "deposit feeders", die alle nach anderen Systemen als Bakterienfresser eingestuften Formen enthält, stellte 78,8% (64 - 86%) aller Individuen. Da diese im Mittel aber recht klein sind, machten sie nur knapp ein Drittel der Biomasse der Nematoden aus. Dieser Effekt der geringeren Größe wird bei der Produktion durch die höhere Entwicklungsgeschwindigkeit der Arten weitgehend kompensiert, so dass die berechnete Produktion der "deposit feeders" zwischen 50 und 63% der Gesamtproduktion der Nematoden ausmachte.

Die zweitwichtigste Gruppe bezogen auf Individuenzahl war die als "suction feeders" bezeichnete. Im Oberlauf stellten sie 27% der Individuen; 9 und 6% im Mittel- und Unterlauf. Aufgeschlüsselt nach Unterordnungen, machten davon die Tylenchina 81% aus, der Rest teilte sich auf Dorylaimina und Nygolaimina auf. Hinsichtlich der Biomasse entfielen

⁴⁰ Bei einseitigem test (u-Test oder t-Test, $p < 0,05$), bei zweiseitigem Testen keine Signifikanz

⁴¹ Auswahl des Haupttests nach Ergebnis der Vortests auf Normalverteilung (R/S-Test) und Homoskedasität (Cochran's test, vgl. Toxrat 2,09, s. auch Sachs, 1997).

zwischen 12 und 26% auf die suction feeders, doch hier machten die Tylenchina nur 28% der Ernährungsgruppe aus, die restlichen 72% entfielen auf die größeren Dorylaimida. Entsprechend trugen die suction feeders zwischen 8 und 27% zur Produktion bei, wobei von diesen wiederum 62% auf die Tylenchina entfielen und die übrigen 38% auf die Dorylaimida.

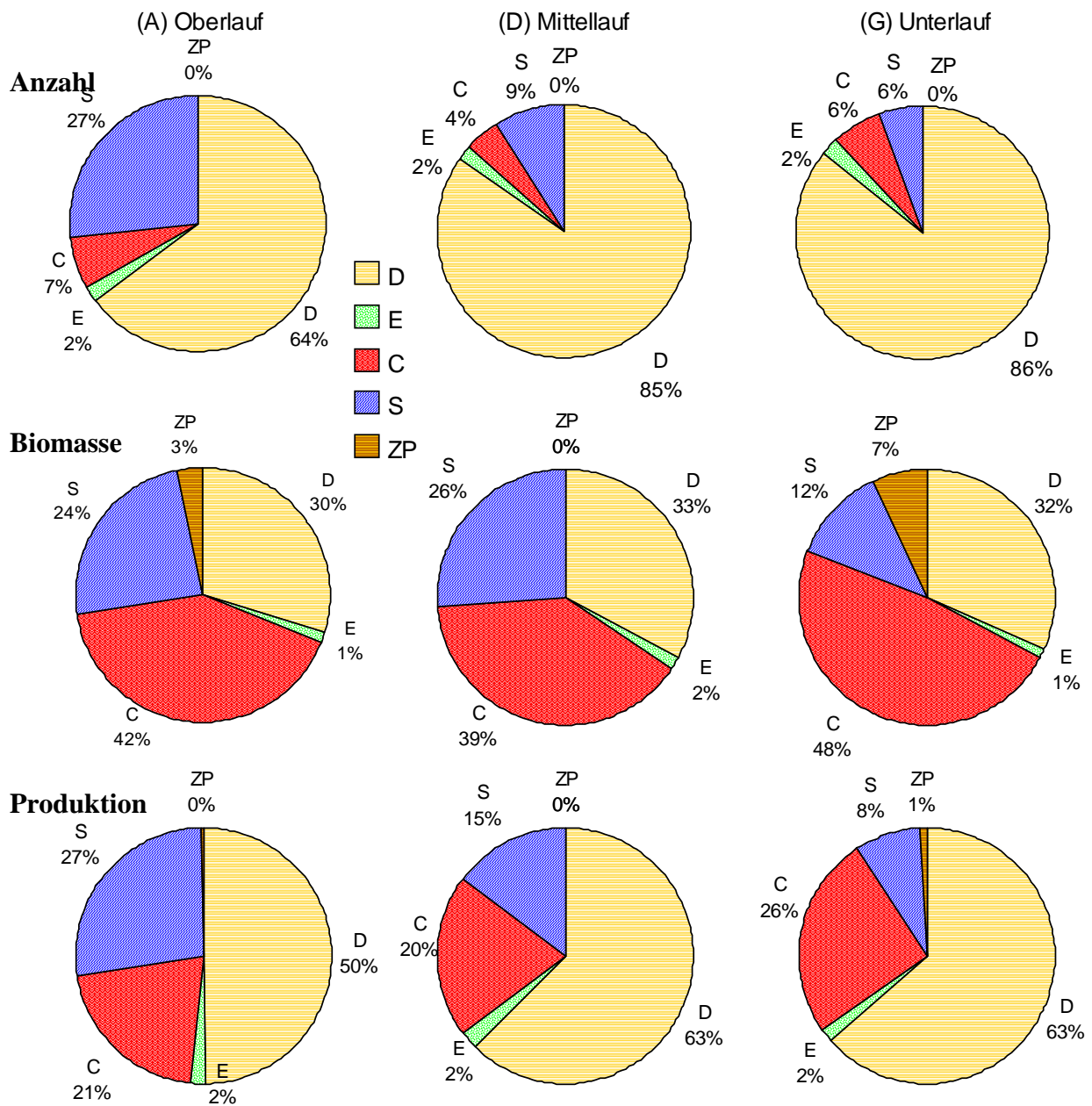


Abb. 70 Anteile der Ernährungstypen an Anzahl, Biomasse und Produktion pro Bachabschnitt
D = Deposit feeders, E = Epistrate feeders, C = Chewers, S = Suction feeders; ZP = Zooparasites

Die "chewers", in denen karnivore und omnivore Formen enthalten sind, stellten nur zwischen 4 und 7% der Abundanzen, jedoch 39 - 48% der Biomasse, da es sich wiederum meist um größere Arten handelte, und zwischen 20 und 26% der Produktion.

Die "epistrate feeders" kamen in keiner Hinsicht über gut 2%, weder bezogen auf Biomasse noch auf Abundanzen oder Produktion.

Schließlich wurden einzelne Mermithiden beobachtet, die jedoch aufgrund ihrer Größe bis zu 7% der mittleren Biomasse der Nematoden einer Probenstelle ausmachten. Einen Überblick über die Verhältnisse an den verschiedenen Probenstellen gibt Abb. 70.

6.3 Diskussion

6.3.1 Artinventar lotischer Nematoden-Lebensgemeinschaften

Es gibt nicht viele Untersuchungen über die Lebensgemeinschaften der Nematoden lotischer Habitate. Ein Vergleich der Ergebnisse mit denen anderer Studien wird dadurch erschwert, dass gerade bei frühen Arbeiten wegen anderer Extraktionstechniken größere Nematoden überrepräsentiert waren (z.B. Stefanski 1916, Hirschmann 1952, Zullini 1974, 1976, 1982b, 1988 Ocaña & Picazo 1991). Diese Arbeiten sind aufgrund der Besammlungsmethode und Extraktion nur bedingt mit moderneren Arbeiten zu vergleichen. Andere sind wegen fehlender taxonomischer Auflösung nur von begrenztem Wert (z.B. Schmid-Araya 1997). Aber auch in modernen Arbeiten variieren Besammlungsweise und Extraktionsmethoden erheblich, teilweise sind unterschiedliche Methoden unvermeidbar aufgrund der unterschiedlichen Sohlenstruktur (von schlammig über sandig, feinkiesig bis grobkiesig), teilweise aufgrund verschiedener Zielstellungen (Nematoden des Periphyton, z.B. Andrassy 1960); der Verfügbarkeit von Geräten wie Zentrifugen und auch persönlicher Erfahrungen und Präferenz der Autoren. Zum Beispiel war Bazzanti 2000 nur an sog. makrobenthischen Nematoden interessiert, er verwendete anscheinend ein Sieb mit 280 µm Maschenweite. Es ist offensichtlich, dass die mit dieser Methode gefundene Nematodengemeinschaft nicht mit der der vorliegenden Arbeit (Maschenweite 20 µm) verglichen werden kann, bei der die mittlere Individuengröße bei 358 µm lag (Median). Die gleiche Betonung großer Arten ist bei den frühen Arbeiten die Regel, in denen oft 100 µm-Siebe verwendet wurden. Dass in so untersuchten Lebensgemeinschaften die Zusammensetzung zugunsten großer Arten verschoben scheint, diskutiert auch Hodda 2006.

Ein Querschnitt durch die Nematodenfauna in Münsterländer Tieflandhabitaten gaben Arens 1993, Sievert 1993, Niemann 1992 und Niemann et al. 1996. Monhysteriden und Leptolaimiden dominierten insbesondere an wenig gestörten Bachabschnitten, z.B. oberhalb von landwirtschaftlichen Einleitern, (Arens 1993), aber auch *Chromadorita*, *Plectus*, *Aphanolaimus* oder *Tobrilus* s.l. konnten die häufigste Art in der Probe stellen. In nährstoffreicheren Gewässern wurden Dominanzen von *Fictor fictor*, *Diplogaster rivalis* oder anderen Rhabditiden beobachtet. *Fictor* fehlte im Breitenbach ganz und Diplogasteriden spielten nur eine ganz untergeordnete Rolle. Im ebenfalls nährstoffarmen Königssee dominierte dagegen der bakteriophage *Rhabdolaimus terrestris* (Traunspurger 1991a). Diese Aufzählung könnte beliebig erweitert werden; sie verdeutlicht, dass es auch bei den Nematoden keine Uniformität gibt in der Weise, dass immer die gleichen Arten in limnischen Habitaten dominant wären. Allerdings sind Monhysteriden und Tobriliden in limnischen

Sedimenten immer zu finden, sofern sie nicht stark organisch belastet sind (z.B. Bongers & Van De Haar 1990, Hodda 1999, Traunspurger et al. 2006b).

Was Fließgewässer oder gar mitteleuropäische submontane Bäche betrifft, so ist der Kenntnisstand noch geringer als bei stehenden Gewässern.

Zullini & Ricci 1980 beobachteten in einem sauberen Tieflandgewässer des italienischen Po-Einzugsgebietes *Paraplectonema* und *Paraphanolaimus* als häufigste Gattungen. Eder & Kirchengast 1982 fanden im Inn oberhalb des Einleiters einer Papiermühle vorwiegend Monhysteriden; dies schloss *Eumonhystera dispar*, *Eumonhystera filiformis*, *Eumonhystera similis* und *Eumonhystera vulgaris* ein, *Monhystera paludicola* wurde dagegen auch in mäßig belasteteren Abschnitten gefunden. Overhoff fand in einem submontanen Bach 2. Ordnung oberhalb eines belasteten Zulaufes vorwiegend Monhysteriden, *Prodesmodora circulata* und *Aphanolaimus aquaticus*, unterhalb des Einleiters vermehrt Gattungen wie *Paroigolaimella*, *Diplogasteritus*, *Kutikularia* und *Pelodera* (Overhoff 1994b, Overhoff 1995, pers. Mittlg.), allesamt Arten, die im unbelasteten Breitenbach gar nicht auftraten. In den nur schwach organisch belasteten submontanen Bächen Körsch und Krähenbach überwogen die Monhysteriden sogar immer mit mindestens 48% aller Individuen, gefolgt von Tylenchiden in der Körsch und *Tobrilus* s.l. im Krähenbach (Beier & Traunspurger 2001, 2003a-c). Der Krähenbach wies ein feinkörnigeres, mehr sandiges Sediment auf, das der Körsch war gröber und heterogener, und die Nematodenabundanzen waren um eine Größenordnung höher als im Krähenbach (Beier & Traunspurger 2003c). Insgesamt decken sich diese Daten weitgehend mit den Befunden am Breitenbach, dessen Sediment ebenfalls heterogen war und in dem ebenfalls Monhysterida dominierten, gefolgt von Tylenchina und Tobrilina. Allerdings waren die Besiedlungsdichten im Breitenbach nochmals etwa um den Faktor 5 höher als in der Körsch.

Die Nematodenfauna des Breitenbaches selbst wurde von Peter Schwank in den Jahren 1977-1984 untersucht (Schwank 1985 und unveröffentlichte Daten). Mit nach heutigen Maßstäben ungenügenden Extraktionsmethoden waren bis Ende 1981 etwa 55 Arten nachgewiesen worden. Ein Jahr später hatte sich diese Zahl bereits auf 125 erhöht, insofern war bekannt, welche Diversität bei der vorliegenden Arbeit zu erwarten war. Im folgenden sei kurz auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede der damaligen und der vorliegenden Listen eingegangen. Es sei vorausgeschickt, dass zu Schwanks Zeiten die dem Breitenbach angrenzenden Flächen noch intensiver landwirtschaftlich bearbeitet wurden. Auch wenn die dadurch bedingten organischen Einträge immer nur sehr mäßig waren, wurden die Flächen als Weide und Wiese genutzt, was doch mit einem etwas erhöhten Eintrag von Mähgut, aber auch Nährstoffen aus den Faeces von Weidetieren einherging.

Die Liste der damals dominanten Arten ist von der vorliegenden im Wesentlichen in zweierlei Hinsicht verschieden: Die kleinen Monhysteriden hatten keine so herausragende Bedeutung, was vorwiegend methodische Gründe haben dürfte, und die dominanten Enoplea waren *Tobrilus gracilis*, *Semitobrilus pellucidus* sowie *Ironus tenuicaudatus*. Die beiden letzteren waren auch 1994-95 im Breitenbach häufig, aber *Tobrilus gracilis* wurde von mir nur mit vier Individuen gefunden, dafür dominierte unter den Tobriliden nun *Epitobrilus allophysis*.

Tobrilus gracilis ist eine verbreitete Art. Auch wenn bei früheren Arbeiten unsicher ist, ob wirklich *T. gracilis* oder eine andere Art aus der *gracilis*-Gruppe vorlag, so halte ich es für sehr unwahrscheinlich, dass die im Breitenbach von Schwank beobachtete Art etwas anderes als *T. gracilis*-Gruppe war. Nach meiner Kenntnis ist davon auszugehen, dass alle Mitglieder dieser Gruppe mehr als andere Tobriliden anaerobe Verhältnisse ertragen. Schneider 1922 schreibt über *T. gracilis* "Widersteht starker Fäulnis". Von Schiemer et al. 1969 wurde *T. gracilis* vorwiegend in der anaeroben Zone des Neusiedler Sees gefunden, auch sie halten die Art für sehr tolerant gegenüber anaerobischen Bedingungen, vgl. auch Schiemer 1975, 1978, Schiemer & Duncan 1974 und Traunspurger 1991a,b. *Semitobrilus pellucidus* scheint in diese Richtung weniger angepasst zu sein, insbesondere berichten Loof & Riemann 1976, dass die Art sehr viel weniger Kristalloide aufweisen sollte als *Tobrilus gracilis*, was sich mit eigenen Beobachtungen deckt, auch wenn die Art ebenso wie *Epitobrilus allophysis* durchaus Kristalloide aufweist. Diese sind vermutlich Endprodukt eines Entgiftungsmechanismus, der eine physiologische Adaption an reduzierende, sulfidische Habitate darstellt. Kristalloide scheinen umso häufiger zu sein, je mehr das entsprechende Individuum sich in anoxischen Habitaten aufgehalten hat, und sind nach Traunspurger 1991a daher starken individuellen und jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. *Epitobrilus allophysis* ist eine Art, die typisch für Flüsse, Seen, Bäche und Quellen ist und nie in organisch belasteten Gewässern vorkommt (Zullini 2006). Möglicherweise ist der Anteil von Sediment mit reduzierenden Bedingungen im Breitenbach im Laufe der Jahre zurückgegangen, seit das Gelände nur noch extensiv genutzt wird (als Weideland oder Mahdwiese) und die Unterschiede zwischen der von Schwank und von mir beobachteten Besiedlung durch Tobriliden könnten unterschiedliche Habitatpräferenzen anzeigen. Dass es solche gibt, wurde bereits vielfach festgestellt, z.B. von Hirschmann 1952, Eder & Kirchengast 1982, Niemann et al. 1996, Beier & Traunspurger 2003 und Zullini 1976.

Beier & Traunspurger 2003a,b,c fanden in zwei submontanen und hinsichtlich der organischen Belastung vergleichbaren Bächen, Körsch und Krähenbach, verschiedene dominante Arten, *Tobrilus gracilis* in der Körsch, die gröbere Sedimente und insgesamt höhere Nematodenabundanzen aufwies, *Semitobrilus pellucidus* im Krähenbach mit mehr sandigen Sedimenten, jedoch um eine Größenordnung geringeren Abundanzen. In der vorliegenden Arbeit wurde im ebenfalls kiesig-sandigen Breitenbach, dessen Korngrößenzusammensetzung der des Krähenbaches recht ähnlich ist, *Semitobrilus pellucidus* und *Epitobrilus allophysis*, aber kaum mehr *Tobrilus gracilis* gefunden. Das Bild wäre in sich schlüssig, wenn in der Körsch eine höhere organische Belastung und mehr anoxische Bereiche des Sediments bestünden. Dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Die organische Belastung wurde von den Autoren als vergleichbar angegeben und das Sediment der Körsch ist gröber. Dies kann, muss jedoch nicht mit einer besseren Durchströmung einhergehen. Gerade heterogene Geschiebemengen können sich sehr gut zusetzen und damit gegenseitig stabilisieren, was im Wasserbau sogar ein gewünschter Aspekt ist, um Tiefenerosion zu begrenzen (z.B. Otto 1992, 1993). Es kann jedoch bedeuten, dass das Lückensystem sehr eng wird und ebenso schlecht durchströmt wird wie ein feineres Sediment, insbesondere wenn noch eine gewisse organische Belastung hinzukommt. In der Folge sind umso stärkere Scherkräfte notwendig, um verfestigte Sedimente wieder umzulagern und zu durchlüften (vgl. Brehm & Meijering 1982, Brunke & Gonser 1997a, Schmidt et al. 2008).

Es ist zu vermuten, dass sowohl meine eigene Studie als auch die Beiers und Traunspurgers von direkt in den Sedimentkernen gemessenen Sauerstoffdaten profitiert hätten (vgl. z.B. Schiemer 1978). Krähenbach und Körsch waren beide größere Gewässer als der Breitenbach, außerdem Karbonatbäche, während der Breitenbach eher ein schwach gepufferter Silikatbach ist (Buntsandsteingebiet). Der Wasserchemismus hat einen Einfluss auf den Stoffhaushalt (Schwörbel 1986). Welche Eigenschaften der Bäche dafür entscheidend waren, dass die mittleren Abundanzen um fast zwei Größenordnungen auseinander lagen und dass verschiedene Taxa dominierten, ist anhand der vorhandenen Daten nicht zu erklären.

Weiterhin gibt es kaum Arbeiten, in denen über 100 Nematodenarten in Bächen nachgewiesen wurden. Eine dieser Studien ist noch weitgehend unveröffentlicht (Overhoff 1995, Overhoff, pers. Mittlg); die übrigen mir bekannten sind Niemann et al. 1996, die oben diskutierten Studien von Beier & Traunspurger 2003a, b, c und die vorliegende Arbeit. Dies wird allerdings nicht daran liegen, dass diese Zahl freilebender Nematodenarten in diesen Gewässern außergewöhnlich hoch ist, sondern dass es nur wenige Arbeiten mit entsprechenden Extraktionstechniken und hoher taxonomischer Auflösung über freilebende Nematoden von Fließgewässern gibt. Einen Überblick über Arbeiten aus stehenden und fließenden Habitaten geben Hodda 2006 und Traunspurger et al. 2006b.

6.3.1.1 Altersstruktur der Nematodengesellschaft

Das in der vorliegenden Arbeit beobachtete Verhältnis adult zu juvenil ist ungewöhnlich; in den meisten nematologischen Studien ist der Anteil Adulte deutlich höher. Es wird jedoch davon ausgegangen, dass die geringen Anzahlen Juveniler in den meisten Arbeiten Artefakte der Extraktionsmethode und der verwendeten Sieben sein werden. Arbeiten mit Anteilen Adulte nahe oder gar über 50% der gesammelten Individuen sind grundsätzlich skeptisch zu beurteilen, da schon aus theoretischen Erwägungen solche Verteilungen der Stadien nur möglich sind bei Populationen, die entweder eine extrem hohe Mortalität der frühesten Stadien und sehr geringe der späteren, oder recht niedrige Reproduktionsquote (also wenige Nachkommen pro Individuum) haben, oder eine im Vergleich zur Adoleszenz sehr lange Lebensspanne der Adulten. Nur letzteres kann bei Nematoden bis zu einem gewissen Grad auftreten, im übrigen liegt die Zahl der Nachkommen bei freilebenden Nematoden um 50 - 100 pro Weibchen oder mehr, und es besteht kein Grund zu der Annahme, dass die Sterblichkeit juveniler sehr viel höher als die der Adulten sei. Insofern muss schon aus theoretischen Überlegungen generell von einem höheren Anteil juveniler in der Population ausgegangen werden, als in vor allem älteren Studien berichtet wird. In den neueren Arbeiten von Beier et al. 2003a, b wurden dagegen auch 59% Juvenile in der Körsch und 54% im Krähenbach gefunden. Im Breitenbach hatten die Juvenilen einen Anteil von 72,5% (vorliegende Studie). Nun ist nicht davon auszugehen, dass die Extraktionsmethode der vorliegenden Arbeit alle Stadien gleich gut erfasste, auch hier werden tendenziell mehr Juvenile beim Sieben verloren oder übersehen worden sein als Adulte; jedoch wird das Verhältnis zwischen Juvenilen und Adulten hier zumindest realistischer sein.

Dass bei der Bestimmung auf Artniveau die vielen Juvenilen ein unlösbares Problem bedeuten und ihr hoher Anteil bei der Analyse artspezifischer Unterschiede daher durchaus hinderlich ist, steht auf einem anderen Blatt.

6.3.1.2 Zuordnung Juveniler - Berechnungsunterschiede bei den Dominanzen

Differenzen zwischen den Dominanzangaben und den Prozentwerten ergeben sich daraus, dass bei der Einstufung in Dominanzklassen zunächst von den bestimmten Adulten ausgegangen wurden und Juvenile, von denen ein Großteil unbestimmbar war, nicht berücksichtigt wurden. Die so berechneten Dominanzen wurden überprüft unter Einbeziehung zugeordneter Juveniler, soweit möglich. An den Einstufungen änderte sich nichts, außer im Fall von *Tobrilus allophysis*. Diese Art wäre nach der Zahl der Adulten nur als subrezedent einzustufen (wenn die Juvenilen den Proportionen der Adulten entsprechend zugeordnet würden). Da in diesem Fall die Bestimmung der Juvenilen jedoch relativ sicher war und sich dabei herausstellte, dass bei *T. allophysis* verhältnismäßig mehr Juvenile aufgetreten waren als bei *T. pellucidus*, wurden diese Daten einbezogen und *T. allophysis* folglich als rezedent eingestuft.

Ähnliche divergierende Ergebnisse ergaben sich bei verschiedenen Berechnungsweisen bei den Monhysteriden. Hier war die Lage noch schwieriger, da innerhalb einer Gattung die Juvenilen mancher Arten gar nicht zugeordnet werden konnten, andere mehr oder weniger gut. Bei der üblichen Herangehensweise, die Juvenilen entsprechend den Proportionen der Adulten zuzuordnen, ergaben sich jedoch deutliche Widersprüche bei einigen Proben, in denen nur kleine Adulte, aber deutlich größere Juvenile anderer Arten auftraten. Daher wurde versucht, anhand der vorhandenen morphometrischen Parameter verfeinert zuzuordnen. Dies soll jedoch keine falsche Sicherheit suggerieren. Es handelt sich lediglich um einen Versuch, die vorhandenen Daten so zutreffend wie möglich darzustellen, auch wenn dieses Vorgehen anfechtbare und teilweise nur schwach begründete Annahmen beinhaltet. Die Darstellungen der Abundanzen an den Probenstellen und im Jahreslauf basieren auf diesem Zuordnungsverfahren. Bei der multivariaten statistischen Analyse wurden vergleichende Analysen mit Daten nur der Adulten berechnet. (Ordinationsmethode, CANOCO), diese hatten jedoch generell einen etwas niedrigeren Anteil erklärbarer Varianz. Diese Ergebnisse indizieren daher, dass der durch größere Individuenzahlen bedingte zusätzliche Informationsgehalt eine postulierte zusätzliche Varianz durch fehlerhafte Zuordnung Juveniler mehr als ausgleicht. Anders gesagt, die Unsicherheit bei der Zuordnung Juveniler zu Arten hat die multivariate Auswertung zumindest nicht erkennbar behindert.

6.3.1.3 Zahl der ausgewerteten Proben - relative oder absolute Abundanzen

Generell wurden alle Nematoden einer Probe präpariert und bestimmt. Das Motiv dieser Auswertungsweise war, dass geringe, aber konstante Populationen bestimmter Arten reproduzierbar erfasst werden sollen, auch wenn andere Arten sich explosionsartig vermehren, die Gesamtindividuenzahl pro Probe um den Faktor 10 hochtreiben und

anschließend wieder verschwinden. Wird dagegen immer nur eine limitierte Anzahl von Individuen pro Probe ausgewertet (z.B. 100 oder 200 Individuen) und anschließend von der ausgewerteten Teilmenge auf die Individuenzahlen der gesamten Probe hochgerechnet, werden die selteneren Arten in insgesamt individuenreicheren Proben meist nicht mehr erfasst, selbst wenn sie in niedrigeren, aber konstanten Anzahlen enthalten sind. Auch die Homogenisierung extrahierten Probenmaterials birgt Fehlerpotential, da es schwierig ist, sicherzustellen, dass die ersten 100 Individuen wirklich randomisiert ausgewählt wurden und nicht größere oder kontrastreichere Formen überproportional vertreten sind. Der Nachteil des in dieser Studie angewendeten Prinzips - generell alle Individuen einer Probe auszuwerten - ist jedoch, dass einzelne sehr individuenreiche Proben einen überproportionalen Anteil der zu Verfügung stehenden Zeit beanspruchen. In einzelnen Fällen wurde daher auch vom obigen Prinzip abgewichen und nur die Hälfte oder ein Viertel der Probe ausgewertet und die Abundanzen entsprechen hochgerechnet in der Datenbank ausgewertet. Nichtsdestotrotz absorbierten diese Proben mit teilweise über 1000 Individuen sehr viel Zeit, die anschließend für die Bearbeitung weiterer Proben fehlte.

Rückblickend scheint mir der Nachteil einer geringen Zahl ausgewerteter Proben die Vorteile einer umfassenderen Auswertung der einzelnen Probe zu überwiegen. In vielen Freilandstudien an Nematoden wurden nur Teilmengen jeder Probe ausgewertet, also z.B. die ersten 100 oder 200 Individuen jeder Probe (z.B. Korthals et al. 1996, Michiels & Traunspurger 2005b), und die absolute Häufigkeit wurde näherungsweise abgeschätzt. Wenn ich diese Untersuchung heute neu begänne, würde ich ebenfalls so vorgehen, denn damit hätten etwa dreimal so viele Proben analysiert werden können wie in der vorliegenden Studie, was einen Teil der Variabilität zwischen Replikaten aufgefangen und die statistische Auswertbarkeit stark verbessert hätte.

6.3.2 Nematoden in Zeit und Raum

6.3.2.1 Zeitliche Muster und Generalisierungen

Um einen Teil der Schlussfolgerungen vorwegzunehmen: Die Untersuchung von nur einem Jahreslauf wird noch keine Generalisierung ermöglichen. Dies umso mehr, als Hochwässer, deren Wirkung auf freilebende Bachnematoden bereits von Schwank (unveröffentlicht) beobachtet wurde, nicht in jedem Jahr und nicht immer zur gleichen Zeit auftreten. Diese Ereignisse sollten aber einen potentiell vorhandenen jahreszeitlichen Rhythmus (vgl. Eyualet-Abebe et al. 2006b) zumindest modulieren.

Niemann 1996 fand in norddeutschen Bächen und kleinen Flüssen Abundanzmaxima der Monhysteridae im Sommer. Für *Tobrilus pellucidus lemani* (Juget, 1969) fanden Zullini & Ricci 1980) in einem organisch unbelasteten Bach Abundanzmaxima im Sommer. *Semitobrilus pellucidus* trat im Breitenbach dagegen zu allen Jahreszeiten auf, ohne dass ein klares Abundanzmaximum beobachtet worden wäre. Bei einer vergleichenden Untersuchung zweier benachbarter submontaner Karbonatbäche fanden Beier & Traunspurger 2003a deutliche Unterschiede in der Lage der Abundanzmaxima. Der dem Breitenbach hinsichtlich

seiner Nematodenbesiedlung ähnliche Bach Körsch wies ein starkes Frühjahrsmaximum auf, welches bei den meisten taxonomischen Gruppen und Ernährungstypen zu beobachten war, während im Krähenbach die Maxima im Frühjahr und Sommer beobachtet wurden, jedoch für verschiedene Taxa und Ernährungstypen variierten; und ich schließe mich der Schlussfolgerung der Autoren an (Beier & Traunspurger 2003c), dass für allgemeine Aussagen über Regelmäßigkeiten der Populationsentwicklung freilebender Fließgewässer-Nematoden die Datengrundlage noch fehlt (Beier & Traunspurger 2003c). Die einzige mir bekannte Untersuchung, in der die Abundanzen freilebender aquatischer Nematoden auf Artebene über eine Folge von mehreren Jahren untersucht wurden, ist die Studie von Michiels & Traunspurger 2004a, (vgl. auch Michiels & Traunspurger 2005b). Die Autoren fanden bei dreimonatigen Besammlungsintervallen im Obersee über drei Jahre ein durchgehendes Muster, nach dem die höchsten Abundanzen immer in Juni oder September und die niedrigsten im Dezember oder März beobachtet wurden, während die höchste Diversität im Winter beobachtet wurde. Die Abundanzen fluktuieren dabei um einen Faktor zwischen 3 und 5. Es erscheint denkbar, dass es auch in Fließgewässern Saisonalität geben könnte, die durch Störungen wie Flutereignisse nur modifiziert werden. Immerhin zeigte auch in der vorliegenden Arbeit eine Reihe von Arten ein synchrones Heranwachsen von Kohorten und die Beschränkung adulter Stadien auf bestimmte Jahreszeiten. Dies aufzuklären bleibt jedoch weiteren langfristigen Studien vorbehalten.

6.3.2.2 *Räumliche Muster*

Die Lebensgemeinschaften der drei Bachabschnitte unterschieden sich deutlich voneinander, auch wenn das Arteninventar oft ähnlich war. Natürlich unterschieden sich die Probenstellen auch hinsichtlich der gemessenen Sedimentparameter. Das geringere Gefälle im Unterlauf geht mit feineren sandigen Sedimenten einher, die oft vergleichsweise hohe Anteile organischer Substanz aufwiesen, was eine höhere Sauerstoffzehrung bei gleichzeitig schlechterer Durchströmung bedingt und zu den beobachteten anoxischen Verhältnissen in den unteren Sedimentschichten führt, insbesondere nach längeren Perioden niedriger Schüttung, wie sie im Spätsommer und Herbst die Regel sind. Nach der multivariaten Analyse kann dies aber nur einen Teil der beobachteten Unterschiede erklären, da auch Proben des Mittel- und Unterlaufes, die sich hinsichtlich der gemessenen Sedimentparameter recht ähnlich waren, deutlich unterschiedliche Nematodenpopulationen aufwiesen. Ein möglicherweise relevanter Umweltparameter könnte die Temperatur sein. Zwar werden die Jahrestemperatursummen an allen drei Bachabschnitten recht ähnlich sein, die Amplitude jedoch ist es nicht. An der Probenstelle des Oberlaufes, die nur etwa 15 m von der stark schüttenden sog. Hermelinquelle entfernt liegt, liegt die Temperatur ganzjährig bei etwa 8°C (± 2 °C, Schmidt, mdl. Mittlg, Packroff 1994). Im Unterlauf variiert sie dagegen erheblich, zwischen 0°C und 15°C im ganzen Jahr. Unterschiedliche Temperaturpräferenzen sind auch bei Nematoden bekannt (z.B. Schiemer, 1978, 1982, Traunspurger 1991a, Moens & Vincx 2000) und die Unterschiede könnten für den Faktor Probenstelle bedeutend sein. Andere Sedimentparameter wie Sauerstoffversorgung und Bakterienentwicklung sind natürlich mit diesem und anderen gemessenen Sedimentparametern korreliert. Welche

Umweltfaktoren die beobachteten Unterschiede der Nematodenbesiedlung bedingen, bleibt offen, solange wir nicht mehr über die Autökologie der beobachteten Arten wissen.

6.3.2.3 *Aquatisch oder terrestrisch?*

Im Mittellauf und Unterlauf war eine Abnahme der Besiedlungsdichte des Sedimentes während der Wintermonate zu beobachten, in denen zwei Hochwässer die Bachsohle erheblich umgestalteten. Die Befunde bestätigten die Hypothese, dass während und nach Hochwasserereignissen terrestrische Nematoden der Umgebung in den Bach gespült werden und Bachnematoden weggeschwemmt werden.

Die Frage betrifft terrestrischer Arten bleibt insofern bis zu einem gewissen Grad spekulativ, als in vielen Fällen unklar ist, welche Arten als rein terrestrisch oder amphibisch angesehen werden müssen. Nach Eyualem-Abebe et al. 2006a werden Rhabditiden und Tylenchiden bis auf wenige Ausnahmen als terrestrisch gewertet. Von den Ausnahmen innerhalb dieser Gruppen kam im Breitenbach nur *Helicotylenchus* in nennenswerten Abundanzen vor, eine Gattung, die auch amphibische Arten enthält und daher von den übrigen getrennt beurteilt wurde. Die übrigen Tylenchiden und Rhabditiden nahmen nach dem Hochwasser erkennbar zu, während die als aquatisch bekannte Gruppe der Monhysteridae im Februar einen deutlichen Einbruch im Vergleich zum Vormonat zeigte, die Besiedlungsdichten waren direkt nach dem Hochwasser um eine Größenordnung reduziert (vgl. Tab. 26). Demnach werden tatsächlich erhebliche Teile der aquatischen oder amphibischen Nematodenpopulationen, vermutlich zusammen mit Teilen des Sedimentes, aus ihrem Habitat fortgespült. Dies galt jedoch nicht im gleichen Maße für die ebenfalls aquatischen Gattungen *Ironus*, *Tobrilus*, *Tripyla* oder *Dorylaimus*, allesamt Taxa von deutlich größerer Individualmasse, deren Individuenzahlen nach dem Hochwasser nicht oder nur im Rahmen der Schwankungen von Proben zu Probe abnahmen. Fluchtverhalten in tiefere Sedimentschichten kann durch die vorliegenden Daten weder nachgewiesen noch ausgeschlossen werden, da die tieferen Sedimentschichten bis auf einzelne Proben nicht ausgewertet werden konnten. Ob aquatische Taxa im wesentlichen nur ausgetragen wurden oder ob Verteilungsschwerpunkte verschoben wurden, war hier nicht zu klären, da hierzu mehr Probenstellen in geringem Abstand hätten untersucht werden müssen. Die drei regelmäßig beprobten Probenstellen lagen jedoch immer mehr als 600 m weit auseinander.

Bei der Interpretation dieser Daten sind noch weitere komplizierende Umstände und Faktoren zu bedenken: Hochwasserereignisse beeinflussen Quantität und Qualität des Sedimentes, und zwar nicht nur in eine Richtung. Sowohl das besiedelbare Volumen als auch die Struktur änderten sich deutlich im Jahreslauf. Gerade im Unterlauf war das Sediment im Sommer und Herbst sehr reich an organischem Material und konnte ab einer Tiefe von 1 - 3 cm anoxisch sein (vgl. auch Wagner et al. 1993), unter Kieselsteinen sogar direkt in den obersten 3 mm (Nageltest, eigene Beobachtung, vgl. 4.1.2.3, S. 27 und 4.2.2.2, S. 44). Die tieferen Schichten dieses Sedimentes werden nur von wenigen Spezialisten in geringen Dichten besiedelt. Das deckt sich mit frühen Beobachtungen, das Meiobenthos konzentriert sich im übrigen in den obersten zwei Zentimetern (z.B. Holopainen & Paasivirta 1977, Traunspurger

1996a, 1996b, Eyualet-Abebe et al., 2001, Traunspurger & Drews 1996, Traunspurger et al. 2006b); mehr zur Kolmatierung siehe S. 341 ff.. Direkt nach dem Hochwasser war der feine organische Sedimenttyp im Unterlauf weitgehend verschwunden, die Sedimentoberfläche lag geschätzte 10 cm tiefer und das ehemals kaum besiedelte anoxische Tiefensediment war nun an der Oberfläche (Unterlauf, stellenweise auch im Mittellauf), da es den Scherkräften des Hochwassers mehr Widerstand leistete als die leichten detritusreichen Sedimente, die darüber gelegen hatten. Die Besiedlungsdichten waren hier in der Tat sehr niedrig, insbesondere Monhysteriden hatten einen geringeren Anteil als üblich. In den Folgemonaten überwogen dort allerdings sandige und bis 10 cm tiefe gut durchspülte Sedimente, bei denen eine stärkere Besiedlung bis in größere Tiefen vermutet wird, die entsprechenden tieferen Schichten der Stechzylinder wurden jedoch aus Zeitgründen nicht ausgewertet. Die Gesamtpopulation bezogen auf Fläche Bachgrund könnte hier nach dem Hochwasser sogar größer gewesen sein, selbst wenn weniger Individuen pro Milliliter Sediment der obersten Schicht nachgewiesen wurden, sofern die besiedelte Sedimentschicht ein größeres Volumen hatte. Im Mittellauf dagegen dominierten im Sommer und Herbst oxische sandige Sedimente, während nach dem Hochwasser das Sediment stellenweise deutlich gröber bis hin zu kiesig war. Daher kann von den beobachteten Besiedlungsdichten nicht immer auf flächenbezogene Populationsgrößen geschlossen werden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass das beobachtete Hochwasser einen deutlichen Einfluss auf die Struktur der Lebensgemeinschaft hatte und im Unterlauf kurzfristig zu einer deutlichen Verringerung der Besiedlungsdichte führte. Allerdings müssen meiobenthische Lebensgemeinschaften in der Lage sein, auch Hochwässer, die mit erheblichen Sedimentumlagerungen verbunden sind, zu überstehen und Verluste zu kompensieren, andernfalls gäbe es diese diversen Lebensgemeinschaften nicht. Folgende Anpassungen müssen dabei eine Rolle spielen:

- Klebdrüsen am Schwanz, die der Anheftung dienen
- Schwimmfähigkeit (kleinere Strecken können insbesondere von Monhysteriden schwimmend überwunden werden)
- Verhaltensanpassungen:

Freilebende Nematoden sollten, wenn das Sediment instabil wird, in noch stabile, in der Regel also tiefere Schichten ausweichen können. Im Umgang mit diesen Nematoden kann beobachtet werden, dass sie Strömungen erkennen und darauf oft mit Anheftung reagieren. Von parasitischen Nematoden ist bekannt, dass sie Strömungen der Lymphe oder des Blutkreislaufes erkennen und in der Lage sind, sich von diesen bewegten Flüssigkeiten im Inneren eines Wirtes kontrolliert verdriften zu lassen und bei Ankunft im Zielorgan die Reise aktiv zu beenden (z.B. Chitwood et al. 1950, Croll et al. 1977, Maggenti 1981). Dies gilt auch für freilebende Nematoden: Peters et al. 2005 konnten im litoralen Periphyton der Konstanzer Bucht des Bodensees Sees mit Hilfe von künstlichen Substraten, die ohne direkten Kontakt zum Sediment über demselben angebracht waren und dennoch besiedelt wurden, nachweisen, dass Nematoden diese neuen Habitate schwimmend erreichten. Es handelte sich dabei um einen Lebensraum mit in der Regel nur schwachen Strömungen, aber es ist davon auszugehen, dass auch freilebende Nematoden in Bachsedimenten Verhaltensweisen entwickelt haben, die

es ihnen erlauben, eine Verdriftung aktiv zu beenden und die Bachströmung zur Ausbreitung zu nutzen.

Weiterhin sei kurz auf die Frage eingegangen, wie die erheblichen Abundanzen der Tylenchiden zu beurteilen sind. Andrassy 1978 führt 66 Arten als potentiell aquatisch auf. Dennoch gehen Zullini & Ricci 1980 davon aus, dass es sich bei praktisch allen in aquatischen Habitaten gefundenen Tylenchiden um eingespülte terrestrische Faunenelemente handelt. Auch Niemann 1992, Niemann et al. 1996 fanden erhebliche Mengen von Nematoden in der Münsterschen Aa, allerdings vorwiegend nach Niederschlagsereignissen, weswegen sie sie ebenfalls als terrestrisch einstufen. Arens 1993 und Sievert 1993 fanden in landwirtschaftlichen Gräben und Tümpeln des Münsterlandes Tylenchidae in großen Mengen, ebenso Beier & Traunspurger 2003a in der Körsch, wo die Tylenchiden 15,7% der Nematodenabundanzen beisteuerten, und die Autoren diskutierten das Vorhandensein von Makrophytenwurzeln im Sediment, an dem wurzelassoziierte Tylenchiden möglicherweise dauerhaft vorkommen.

Wie unter 6.2.5.34, S. 268 ausgeführt, wurde bei *Helicotylenchus* diese Annahme geprüft. Die Hypothese war, dass *Helicotylenchus*, sollte er dauerhaft im Bachsediment vorkommen und nicht nur eingeschwemmt worden sein, in der Nähe von Makrophytenwurzeln vermehrt auftreten sollte. Im Mittellauf waren eine Reihe von Proben deutlich von Wurzeln durchdrungen (vermutlich vorwiegend *Sparganium erectum*). Das Ergebnis war nicht eindeutig, da *Helicotylenchus* in diesen Proben zwar auftrat, aber weder dominant war noch häufiger als in benachbarten Proben, die keine makroskopisch erkennbaren Wurzeln enthielten. Auch die Gattung *Nagelus* wird als mit *Iris* sp. (Liliaceae) assoziiert gemeldet (Bert & Borgonie 2006 und darin enthaltene Zitate), wurde aber in wurzelreichen Proben nicht häufiger als in sandigen Proben ohne Wurzeln gefunden.

In der vorliegenden Arbeit war die Frage möglicher Assoziationen von pflanzenparasitischen Nematoden mit aquatischen Makrophyten nur ein randlicher Aspekt. So war bei den in den Proben gefundenen Wurzeln meist nicht bekannt, zu welchen Pflanzen sie gehörten. Wo dies bekannt war (*Sparganium*) wird von Gerber et al. 1987 nur die Art *Hirschmanniella oryzae* erwähnt; die Gattung wurde im Breitenbach jedoch nicht nachgewiesen. Umgekehrt taucht *Nagelus* in der Liste Gerbers et al. 1987 noch nicht auf; die Kenntnisse auf diesem Gebiet sind noch sehr lückenhaft.

Festzustellen bleibt, dass etliche der im Breitenbach gefundenen Tylenchiden-Gattungen und Arten wiederholt auch aus anderen aquatischen Habitaten gemeldet worden sind und viele als mit aquatischen Pflanzen assoziiert gelten (vgl. Gerber et al. 1987, eine aktuellere, aber weniger detaillierte Übersicht geben Bert & Borgonie 2006). Es wird davon ausgegangen, dass viele der beobachteten Arten im Sediment des Breitenbaches zumindest überleben können und insofern als – wenngleich nur temporäres – Element der Nematodengemeinschaft angesehen werden müssen.

6.3.2.4 Ernährungstypen

Beim Vergleich der Daten des Breitenbaches mit denen von Krähenbach und Körsch (Beier & Traunspurger 2003c) fallen hinsichtlich der Ernährungstypen Gemeinsamkeiten auf.

In allen drei Bächen waren die „deposit feeders“ die wichtigste Gruppe, mit 65, 76 und 78,8% in Krähenbach, Körsch und Breitenbach, die "suction feeders" mit 6, 15 und 13,5%, die "chewers" mit 21, 6 und 5,6% und die "epistrate feeders" mit 4, 2 und 2,0% (Klassifikation der Ernährungstypen nach Traunspurger 1997a). Die Fauna des von Overhoff 1994b, 1995 untersuchten Fleisbach setzte sich deutlich anders zusammen, jener wies nur 57% "deposit feeders", 38% "suction feeders", 5% "chewers" und unter 0,5% "epistrate feeders" auf (Overhoff, 1995, pers. Mittlg.). Hinsichtlich der Ernährungstypen und Abundanzen ähnelte der Breitenbach also sehr der Körsch, obwohl die gesammelten Sedimente mit etwa 77% Sandfraktion mehr denen des Krähenbaches ähnelten, sogar noch feiner waren. Die Sedimente der Körsch dagegen bestanden zu 53% aus Kies (Beier & Traunspurger 2003c) und ähnelte damit hinsichtlich des Sedimentes mehr dem Fleisbach (Overhoff, unpubliziert). Ob die Unterschiede zwischen Krähenbach und Körsch mehr auf die Sedimentkörnung oder mögliche Unterschiede in der organischen Belastung zurückzuführen sind, wurde von den Autoren nicht entschieden.

Vergleichende Daten von alpinen Seen (Königssee, Brunnsee und Obersee) gibt Moens et al. 2006. In allen hatten die „deposit feeder“ die höchsten Anteile (62,4 – 86,1%) und die "suction feeders" die niedrigsten (0,3 – 4,0%), während die der "epistrate feeders" (1,0 – 21,9%) und die "Chewers" (5,1 – 25,3%) mehr variierten. Der Vergleich deutet darauf hin, dass den "suction feeders" in Fließgewässern eine größere Bedeutung zuzukommen scheint als in stehenden Gewässern, was aber auch an der engeren Verzahnung von Fließgewässern mit den umgebenden terrestrischen Habitaten liegen kann (temporäre Vorkommen mehr terrestrischer Tylenchiden). Andererseits spielten die "epistrate feeders" in den hier untersuchten Sedimentproben von Fließgewässern nie eine so große Rolle wie in Seen. Es bleibt abzuwarten, ob sich diese Struktur hinsichtlich der Nahrungstypen für andere lotische Gewässer bestätigt.

6.3.3 Univariate statistische Auswertung und Indices

Die Analyse wurde durch zeitliche und räumliche Heterogenität, erhebliche Variabilität von Probe zu Probe und niedrige Replikation erschwert, so dass auf den Populationsdaten einzelner Arten basierende univariate statistische Methoden in der Regel nicht signifikante Unterschiede nachweisen konnten. Die Ergebniswerte klassischer und neuer Indices (Diversitäts-, Ähnlichkeits- und Störungsindices wie Shannon-Wiener-Index, Simpsons Index (z.B. Begon et al. 1990, Neher & Darby 2006) oder der Maturity-Index (Bongers 1990, Bongers et al. 1997, Yeates 1994, Neher & Darby 2006) können allerdings mithilfe univariater statistischer Tests (t-Test, u-Test oder ANOVA) ausgewertet werden. Ansonsten bieten sich multivariate Verfahren wie Cluster Analyse, TWINSpan (Hill 1979b), jedoch vor allem Ordinationstechniken (Ter Braak & Prentice 1988) zur Erkennung von Mustern in der Lebensgemeinschaft an. Diese Verfahren sind bei der Analyse anderer limnischer Lebensgemeinschaften (z.B. Wagner & Schmidt 2004) oder terrestrischer Nematoden-Lebensgemeinschaften mehrfach mit guten Ergebnissen eingesetzt worden (z.B.

De Goede 1993), Goralczyk 1995), Hoschitz & Kaufmann 2004). Daher wurden die Daten der vorliegenden Arbeit auch mit diesen Methoden ausgewertet.

6.3.3.1 Hochwässer als Jungbrunnen? Diskussion der Ergebnisse im Zusammenhang mit dem Maturity-Index (MI)

Die ursprüngliche Zielrichtung des MI, der für terrestrische Habitate entwickelt wurde (z.B. Ettema 1993, Hoess et al. 2006), war, den Sukzessionsstatus gestörter im Vergleich zu ungestörten Böden anzuzeigen (Bongers 1990, Bongers 1999, Bongers et al. 1995b, Yeates 1994). Stress und übermäßige Nährstoffzufuhr werden vom MI durch niedrigere Werte indiziert, da die Abundanz empfindlicher und meist K-strategischer Nematodenarten reduziert und schnell reproduzierende Opportunisten bevorzugt werden. In der Folge solcher Störungen sollten zunächst höhere Anteile von r-Strategen die gestörten Habitate besiedeln, bis sie wieder von langsamer sich reproduzierenden, jedoch konkurrenzkräftigeren K-Strategen abgelöst werden. Der MI wird nach solchen Verschiebungen innerhalb der Lebensgemeinschaft zunächst abfallen und durch wieder ansteigende Werte eine sich anschließende Sukzession Richtung Klimax-Stadium anzeigen. Dies wurde in vielen Bodenexperimenten bestätigt (z.B. Ettema & Bongers 1993, De Goede 1993). Auch in marinen, brackigen und aquatischen Systemen wurde der MI dazu verwendet, um anthropogene organische Belastung anzuzeigen (für aquatische Habitate z.B. Overhoff 1995, Gyedu-Ababio et al. 1999, Yeow et al. 1999, Beier & Traunspurger, 2001, 2003a, Barbuto & Zullini 2005, Heininger et al. 2007).

Im Breitenbach gibt es keine Störung in Form einer anthropogenen organischen Belastung, und es bestand daher die Erwartung, dass der MI im gesamten Zeitraum nur wenig variieren sollte, wie es auch Beier & Traunspurger 2003a, b in der nicht organisch belasteten Körsch und dem nur schwach organisch belasteten Krähenbach beobachteten (der räumliche Aspekt wurde in jenen Arbeiten jedoch nicht untersucht). Allerdings nutzt der Maturity-Index die unterschiedlichen ökologischen Strategien von Nematodenfamilien, hat also eine ökologische Basis. Da die Anteile dieser Strategietypen im Breitenbach in Zeit und Raum durchaus variierten, schien es interessant, zu untersuchen, ob die Lage der Probenstelle im Längslauf oder die Störung durch das Flutereignis die Nematodengemeinschaft eines durchweg organisch unbelasteten Gewässers in einer Weise beeinflusst, die der Maturity-Index anzeigen kann.

Die Abundanzen von Gruppen niedriger c-p – Werte (colonizers bzw. persisters) waren nach der Störung durch das Hochwasser deutlich niedriger, während die von Gruppen mit hohen c-p – Werten sich nicht wesentlich änderten, ihr relativer Anteil also anstieg. Diese Effekte wurden mit steigenden MI-Werten nach dem Hochwasser zutreffend angezeigt. Diese Ergebnisse betonen die ursprüngliche Ausrichtung des Maturity-Indexes auf die Struktur der Nematoden-Lebensgemeinschaft (Bongers 1990, Bongers & Korthals 1993, Bongers et al. 1997). Die Befunde stehen allerdings im Widerspruch zu der Hypothese, dass der Effekt eines Hochwassers mit einer anthropogenen Störung vergleichbar sei und ähnliche Effekte auf die Lebensgemeinschaft aquatischer Nematoden habe. Nach den Befunden dieser Studie

beeinflusste die Sequenz von Flutereignissen an allen drei Standorten die r-Strategen deutlich stärker negativ als die K-Strategen. Dies kann einerseits daran liegen, dass einige amphibische K-Strategen ausgeschwemmt, aber aus den umgebenden terrestrischen Habitaten auch eingeschwemmt worden sein könnten, was bei den aquatischen Monhysteriden (r-Strategen) nicht möglich ist. Dies könnte aber nur einen Teil der beobachteten Effekte erklären. Auch aquatische K-Strategen waren durch das Hochwasser-Ereignis weit weniger betroffen als r-Strategen. Es kann spekuliert werden, dass diese meist größeren Arten, die als "persister" eingestuft wurden, eher in der Lage sein werden, sich aus instabil werdendem Sediment rechtzeitig zurückzuziehen und der Verdriftung so zu entgehen. Der Nachweis einer solchen Verhaltensweise, die eine adaptive Anpassung an instabile lotische Habitate darstellen könnte, steht allerdings noch aus.

Eine interessante Parallele besteht mit den Wasserinsekten des Breitenbachs. Wagner et al. 2004 analysierten Emergenzdaten im Zusammenhang mit Umweltparametern. Da die Emergenz ein sehr deutliches jahrszeitliches Muster aufweist, wurden Jahresemergenzdaten der Ordnungen Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera von 25 Jahren mit den Umweltvariablen Temperatur, Niederschlags- und Schüttungsregime pro Jahr in Beziehung gestellt. Auch hier wiesen Feinpartikelfresser – meist kleinere Arten – große Schwankungen der Population auf und waren durch Hochwassereignisse stark betroffen, während viele größere Arten stabile Populationen aufwiesen. Im Fall der benthischen Wasserinsektenlarven liegen zumindest in einigen Fällen Erklärungen für die Muster auf der Hand, zum Beispiel das Vorhandensein schwerer Köcher, welche die Wahrscheinlichkeit der Verdriftung bei Hochwasser verringern, oder einfach eine gewisse Körpergröße (Wagner & Schmidt 2004). Bei den Nematoden sind ähnliche Zusammenhänge zu erwarten, allerdings sind weder die Mechanismen bekannt noch liegen Daten über mehrere Jahre mit unterschiedlichen Schüttungsregimen vor, die eine vergleichbare Analyse erlauben würden.

Die Befunde der vorliegenden Arbeit ergeben einen Unterschied zwischen Abschnitten im Längsverlauf des Baches insofern, als die Habitate des Unterlaufes mit generell weniger Gefälle, höherem Feinstoffanteil und der Tendenz zur Kolmatierung während niederschlagsarmer Perioden dafür anfällig zu sein scheinen, über die Zeit zu degenerieren (vgl. Wagner 2006). In der Periode des spätsommerlichen Niedrigwassers und bis in den Winter hinein waren in der Studie sinkende Anteile organischen Gehaltes und mikrobieller Aktivität zu beobachten, verbunden mit einer Verkleinerung der obersten sauerstoffreichen Schicht, so dass größere Teile der tiefen Schichten nur noch von einigen toleranten Arten in geringen Dichten besiedelt wurden. Interessanterweise stiegen die Besiedlungsdichten in den obersten 2 cm von November bis Januar im Unterlauf bereits wieder an, zu einem Zeitpunkt, als der Breitenbach wieder eine normale Wasserführung hatte, das Sediment jedoch noch nicht deutlich umgeformt wurde. Für die mittleren und oberen Bachabschnitte wurden diese Veränderungen in geringerem Maße beobachtet. Insgesamt war der Anteil von r-Strategen in diesem Zeitabschnitt erhöht und der MI daher niedriger. Die Sohlenschubspannung ("Shields parameter", vgl. Schälchi 1993) reichte im Herbst 1994 und frühen Winter 1995 offensichtlich noch nicht aus, um die durch Kolmatierung und Aufwuchs stabilisierte Sedimentoberfläche aufzubrechen (zum Mechanismus vgl. Brunke & Gonser 1997a, Brunke & Gonser 1997b, Brunke et al. 1998; vgl. auch Schmidt et al. 2008), obwohl

bereits im Oktober wieder ansteigende Abflussmengen beobachtet wurden. Erst der erste Gipfel des winterlichen Flutereignisses brach die Sedimentoberfläche auf und führte zu der beobachteten drastischen Umgestaltung des Bachgrunds, welche in den folgenden Wochen mit starker Strömung ("bankful") sich fortsetzte. Diese Verhältnisse haben nach den Ergebnissen dieser Studie die Monhysteriden, eine mehr r-strategische Gruppe, deutlicher beeinträchtigt als viele K-Strategen. Über einen möglichen Mechanismus für diese Unterschiede wurde oben spekuliert, mehr ist anhand der Daten dieser Freilandstudie nicht möglich.

Der starke Einfluss von Flutereignissen auf die Besiedlung von Fließgewässersedimenten ist vielfach beschrieben worden (z.B. Junk 1999, Ward & Stanford 1983, zitiert in Wagner 2006, Lytle 2002, Lytle & Poff 2004). Möglicherweise sind solche Hochwässer in kleinen sandigen Fließgewässern für das dauerhafte Bestehen einer diversen meiobenthischen Lebensgemeinschaft notwendig, indem sie das Sediment umlagern, durchlüften und wieder besiedelbar machen. Zusammenhänge zwischen Sedimentation und Kolmatierungstendenzen wie den im Unterlauf beobachteten und verringerter Ausspülkapazität im Zusammenhang mit Gewässerverbauung sind vielfach beschrieben worden (z.B. DRL 1989, Baumgartner & Liebscher 1990, Bohle & Engel-Methfessel 1993, Brunke & Gonser 1997b, Otto 1989). Meines Wissens ist aber für freilebende Nematoden in Fließgewässern ein Zusammenhang bislang noch nicht beschrieben worden.

Die Flutereignisse könnten - obwohl für Individuen katastrophal - für die Nematoden-Lebensgemeinschaft als Ganzes eine regulierende Funktion haben, die Besiedelbarkeit der Sedimente an vielen Standorten verbessern und Verhältnisse zugunsten der K-Strategen zurückzuverschieben. Für die Wasserinsekten des Breitenbaches fanden Wagner et al. 2004 die niedrigsten Diversitätswerte in solchen Jahren, denen Jahre mit Flutereignissen zu atypischen Zeiten vorausgegangen waren, die höchsten in solchen Jahren, denen ein Winter- oder Frühjahrshochwasser zur üblichen Zeit vorausgegangen war. Diese Beobachtungen stützen nicht nur die generelle Hypothese Connells, wonach eine moderate Störung zu erhöhter Diversität führe (Connell 1978), sondern bedeuten auch umgekehrt, dass in diesem Habitat ein längerfristiges Ausbleiben von Hochwassereignissen zu einer Verarmung der Fauna führen könnte.

Die Entwicklung der Diversitätsindices der Nematodenfauna im Untersuchungszeitraum stützt diese Hypothese dagegen nicht, da nach dem Hochwasserereignis entweder sehr ähnliche oder im Unterlauf sogar niedrigere Diversitätswerte beobachtet wurden als vor dem Hochwasser. Vielleicht war in diesem Gewässerabschnitt die Störung durch das Hochwasserereignis nicht mehr als moderat zu bezeichnen (wenn ein Sediment etwa 10 cm tief ausgeräumt wird, scheint die Bezeichnung "moderat" in der Tat eher unpassend). Die vergleichende Betrachtung der MI-Werte vor- und nach der Störung bildete dagegen einen deutlichen Trend zu höheren Anteilen von K-Strategen nach dem Hochwasser ab, woraus zu schließen ist, dass die gleiche Störung auf Taxa mit unterschiedlichen ökologischen Strategien unterschiedliche Wirkungen hatte.

Nach dem Konkurrenzausschlussprinzip nach Gause-Volterra, (z.B. Begon et al. 1990, Remmert 1989) können mehrere Arten im gleichen Habitat nur koexistieren, wenn sie sich in mindestens einer Hinsicht in ihren Habitatansprüchen voneinander unterscheiden, und

das gemeinsame Habitat optimale Bereiche für beide konkurrierenden Arten aufweist. Wo und in welcher Hinsicht sich diese Bereiche unterscheiden, ist im Einzelfall oft nicht nachweisbar. In meiner Diplomarbeit an Simuliiden-Emergenzen (Christl 1992, Reidelbach & Christl 2002) wurden Emergenzen von *Simulium vernalum* und *Simulium cryophilum* im Breitenbach (also unterhalb des Aspeggrabens) sympatrisch und synchron beobachtet, was weder mit dem Konkurrenzausschlussprinzip im allgemeinen noch mit dem Monardschen Prinzip im Speziellen⁴² nicht vereinbar zu sein scheint. Im Aspeggraben dagegen waren die beiden Arten sowohl zeitlich getrennt (*S. cryophilum* schlüpfte im Frühjahr, *S. vernalum* im Sommer) als auch räumlich (*S. cryophilum* dominierte im krenalen Bereich, *S. vernalum* im sommerwarmen und im Herbst häufig trockenfallenden unteren Abschnitt des Aspeggrabens). In diesem Fall hatte also jede Art einen Kernbereich ihres Vorkommens, in der die andere Art praktisch fehlte. Von diesen Kernbereichen strahlten beide Vorkommen in den bachabwärts sich anschließenden Breitenbach. Wäre nur dieser beprobt worden, wäre dort eine ökologische Differenzierung der Habitatsprüche beider Arten kaum erkennbar gewesen. Ähnliche Zusammenhänge können auch bei Nematoden – wenn auch auf mehr kleinräumiger Ebene – vermutet werden, und die Zahl von nur drei Probenstellen reicht sicher nicht aus, derlei Zusammenhänge sicher zu erkennen.

Der auffällige Artenreichtum und die hohe Diversität lotischer Habitats (z.B. Zwick 1993) könnte weiterhin darauf hindeuten, dass hier fortlaufende Änderungen der Umweltparameter in der Zeit die nur wenig ausgeprägte räumliche Kompartimentierung von Fließgewässern ersetzt. Die hohe Anzahl ähnlicher Arten kann möglicherweise nur deswegen koexistieren, weil die wechselnden Bedingungen mal die eine, mal die andere Art fördern. Dies wird auch für planktonische Lebensgemeinschaften diskutiert (vgl. z.B. Lampert & Sommer 1993, Wetzel 2001).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen bei den Nematoden ebenfalls solche Zusammenhänge vermuten, auch wenn in den vorliegenden Daten nur der Maturity-Index, nicht aber die Diversitätswerte der Nematodengemeinschaft vor- und nach dem Hochwasser eindeutige Ergebnisse erbrachten. Es scheint lohnend, dies anhand von Daten mehrerer aufeinanderfolgender Jahre zu untersuchen.

6.3.4 Diskussion der Ergebnisse multivariater Analysen

Die nicht interpretierbaren Dendrogramme der Cluster-Analysen illustrieren die generelle Schwäche der Verfahren, dass sie nur bei starken Gradienten ansprechen, keine detaillierte Informationen über Arten enthalten, insbesondere nicht zwischen ansteigenden

⁴² Monard verband das allgemeine Konkurrenzausschlussprinzip mit der systematischen Kategorie des Genus und postulierte, dass Konkurrenz kongenerische innerhalb des gleichen Habitats ausschliesse. Das Konzept soll hier nicht diskutiert werden, sondern nur als Anlass genommen werden, festzustellen, dass beide *Simulium*-Arten auch der gleichen Untergattung *Nevermannia* angehörten, also in der Tat sehr nahe verwandt waren.

oder abfallenden Abundanzen unterscheiden und die Grenzen, an denen das Dendrogramm verzweigt, künstlich sind (Hommen, pers. Mittlg.). Dies gilt teilweise auch für die Twinspan-Analyse (Two Way Indicator Species Analysis, basierend auf Detrended Correspondence Analysis (DECORANA), vgl. Hill 1979a, zitiert in Ter Braak 1996a), die zwar Proben und Arten gruppiert und als eine dichotomisierte Ordinationsanalyse bezeichnet werden kann, deren Scheidepunkte entlang der Gradienten jedoch ebenfalls artifiziell sind. Dies kann zur Zuordnung von Proben sehr ähnlicher Zusammensetzung auf verschiedene Arme des Dendrogramms führen, was offensichtlich auch beim untersuchten Material des Breitenbaches der Fall war und die Dendrogramme eher wie mit einem Zufallsgenerator erstellt wirken ließ.

Bei den graduellen Ordinationsverfahren wie PCA, CA, RDA und CCA werden Proben und Arten entlang von Gradienten angeordnet. Muster können so auch noch erkannt werden, wenn keine distinkten Einheiten existieren, sondern einander teilweise überlappende Gruppen. Weiterhin können auch sekundäre Gradienten oft noch erkannt werden.

Das generelle Problem bei der Analyse eines kleinen Datensatzes mit erheblicher Streuung zwischen den Replikaten wie dem vorliegenden liegt darin, dass die Analyse im Wesentlichen nur Muster erkennen kann, die dem ganzen Datensatz gemeinsam sind. Jede Analyse des gesamten Datensatzes hinsichtlich Beziehungen zwischen abiotischen Parametern und der Besiedlung durch Nematoden setzt voraus, dass an allen drei Probenstellen und zu allen Jahreszeiten in etwa die gleichen Zusammenhänge gälten. Diese Hypothese scheint den tatsächlichen Verhältnissen jedoch nur bedingt gerecht zu werden. Die Ergebnisse werden dahingehend interpretiert, dass es für Teilgruppen der Proben wie z.B. "Unterlauf, vor Flut" Zusammenhänge gibt, die an anderen Probenstellen und zu anderen Zeiten so nicht bestehen. Wagner 2005 fand für die Wasserinsekten, dass gewisse Abhängigkeiten und Interaktionen, die an bestimmten Bachabschnitten zu bestimmten Zeiten beobachtet wurden, in der Regel nicht an allen Bachabschnitten gleichzeitig auftraten. Eine mögliche Herangehensweise wäre, in sich homogenere Teilgruppen von Proben separat zu analysieren. Dies war jedoch nur bedingt möglich, da bei insgesamt nur 105 quantitativ ausgewerteten Proben, von denen nur bei einem Teil auch abiotische Daten vorlagen, die Effekte einzelner, stark von den übrigen abweichender Proben die Analyse dominierten und die Existenz starker Gradienten suggerierten, die in der Mehrheit der Proben so nicht beobachtbar waren. Das ist statistisch sehr problematisch, auch wenn hohe Signifikanzniveaus für die ermittelten latenten Variablen berechnet werden. Hier erweist sich die relativ geringe Zahl ausgewerteter Proben als gewisser Nachteil, auch wenn es noch deutlich weniger Proben in Ordinationsanalysen einfließen (z.B. Ter Braak & Smilauer 2002, Schäfers et al. 2006).

6.3.4.1 Stärken und Schwächen der verwendeten Ordinationsanalyseverfahren

Gerade für die komplexen Modelle, die den verwendeten multivariaten Analyseverfahren zugrunde liegen, gilt die Aussage: All models are wrong, some are useful, (Box 1979).

Linear oder unimodal

In ökologischen Untersuchungen werden sowohl direkte als auch indirekte Verfahren eingesetzt, basierend auf unimodalen oder linearen Modellen (Ter Braak 1996a). Das unimodale Prinzip ist theoretisch das umfassendere, Details siehe Material und Methoden, S. 160. Im Gegensatz zur RDA, die als lineare Methode darauf zielt, die Varianz absoluter Abundanzwerte zu vergleichen, zielt die CCA als unimodale Methode darauf ab, relative Abundanzunterschiede zu erfassen (Ter Braak & Verdonschot 1995). Sie sollte theoretisch überlegen sein, wenn Arten entlang eines Umweltgradienten einen Abundanzschwerpunkt haben, ober- und unterhalb dessen sie seltener zu finden sind. Das Modell unterstütze daher besser das Konzept der Einnischung verschiedener sympatrischer Arten. Wenn alle real auftretenden Werte jedoch deutlich ober- oder unterhalb des postulierten Optimums liegen, sollte das lineare Modell das nützlichere sein.

In realen Systemen können für manche Umweltparameter bzw. manche Arten unimodale Zusammenhänge, bei anderen lineare gelten; auch bimodale Verteilungsmuster sind nachgewiesen für Arten, die eine weite Amplitude haben, in dessen zentralem Bereich sie von konkurrenzkräftigeren Arten auskonkurriert werden (z.B. Remmert 1989, Wetzel 2001). Da weitergehende Information dazu normalerweise jedoch fehlt, müssen die statistischen Modelle simplifizieren, wollen sie robust sein. Die Möglichkeit bimodaler Verteilungen von Arten entlang eines Gradienten wurde bei den verwendeten Modellen explizit nicht berücksichtigt (Hill 1977, zitiert in Ter Braak & Prentice 1988).

In der vorliegenden Arbeit wurden beide Modelle (unimodal und linear) parallel verwendet. Die Ergebnisse für die Nematodendaten – in Form des durch die Analyse der Abundanzen erklärbaren Anteils der Gesamtvarianz – ergaben bei den indirekten Verfahren (Vergleich zwischen CA und PCA) deutlich aussagekräftigere Ergebnisse mit den linearen Verfahren, so dass nur diese durchgängig verwendet wurden. Bei den direkten Analysen waren dagegen die Verfahren etwa gleichwertig und wurden daher auch beide vergleichend berechnet. Warum im untersuchten Ökosystem die Verteilung der meisten Nematodenarten eher mit dem linearen Modell erfasst werden konnte, solange die latenten Variablen frei definiert werden konnten, nicht aber, wenn die latenten Variablen aus den Umweltvariablen kombiniert werden mussten, ist schwierig zu interpretieren. Anscheinend gibt es einen oder mehrere den Daten innewohnende Gradienten, die nicht gemessen wurden, die Verteilung der Arten jedoch am besten erklären können, und nach denen die Mehrheit der Arten in dieser Hinsicht unter suboptimalen Bedingungen lebten. Bei Beschränkung der Sicht auf die gemessenen Variablen scheinen dagegen auch unimodale Verteilungen eine Rolle zu spielen. Ein Beispiel für eine unimodale Verteilung ist die Verteilung von *E. breitenbachi* hinsichtlich der mikrobiellen Aktivität in den Proben. Niedrige oder Null-Abundanzen wurden an beiden Enden der Skala beobachtet, höhere im zentralen Bereich der Spanne. Nach Ter Braak & Verdonschot 1995 zielen unimodale Modelle wie die CCA eher darauf ab, relative Abundanzunterschiede zu erfassen, die linearen Modelle dagegen Unterschiede der absoluten Abundanz – möglicherweise spielen solche Unterschiede ebenfalls eine Rolle für unterschiedliche Stärken der Modelle, so dass in dem Fall, in dem die latenten Variablen aus den gemessenen Sedimentparametern berechnet werden mussten, das lineare Modell nicht mehr deutlich besser war und das unimodale ähnlich hohe Anteile der Varianz erklären

konnte. Insgesamt scheinen die dominanten Arten jedoch eher unter suboptimalen Bedingungen existiert zu haben, wodurch alle Beziehungen zwischen Umweltparametern und Abundanzen besser durch lineare Beziehungen interpretiert werden konnten.

Direkt oder indirekt

Direkte Gradientenanalyse erlaubt, den Anteil der Variabilität in der Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft zu erfassen, der durch eine begrenzte Anzahl von Umweltvariablen definiert werden kann (Ter Braak & Prentice 1988). Dies macht das Verfahren stark, wenn es darum geht, kausale Zusammenhänge zu quantifizieren. Die Auswahl der definierenden Umweltvariablen ist dabei jedoch entscheidend für die Ergebnisse. Ohne eine begründete Hypothese oder ohne aussagekräftige Umweltvariablen sind kaum verwertbare Ergebnisse zu erwarten.

Bei der indirekten Gradientenanalyse werden dagegen generelle Muster der Varianz im Datensatz extrahiert, die zugrundeliegenden Mechanismen können anschließend untersucht werden. Indirekte Gradientenanalyse bedarf *a priori* keiner Hypothese, eignet sich daher besser als initiale Analyse. Dies wird ebenfalls detailliert von Ter Braak & Prentice 1988 diskutiert, siehe auch Ter Braak 1996a und Ter Braak & Šmilauer 2002.

Bei den direkten Methoden wie CCA und RDA ist die Auswahl der Umweltparameter also entscheidend für das Ergebnis: Wenn Metavariablen wie Probenahmestelle als Umweltvariablen definiert werden, werden die latenten Variablen so gelegt, dass sie einen möglichst großen Teil der Variabilität anhand der Lage der Proben im Bachlauf erklären. Wenn nur abiotische Parameter wie Kenngrößen der Körnung als Umweltparameter vorgegeben werden, werden die latenten Variablen entsprechend anders gelegt. Je mehr Parameter eingeschlossen werden, desto freier wird die Analyse und desto höher wird insgesamt der erklärbare Anteil der Variabilität. Der auf jeden einzelnen Parameter entfallende Anteil ist jedoch umso kleiner, je mehr Parameter eingeschlossen werden. Werden jedoch von vornherein zu wenige Parameter berücksichtigt, ist derjenige mit dem stärksten Einfluss auf die Lebensgemeinschaft möglicherweise gar nicht eingeschlossen, so dass ein Mittelweg gefunden werden musste. Das schrittweise Verfahren der "forward selection" ist eine formale Methode, aus einer größeren Anzahl von Faktoren diejenigen mit dem höchsten Erklärungsgehalt zu bestimmen. Wie jede statistische Methode kann sie die ökologische Interpretation jedoch nicht ersetzen. Mein Eindruck ist, dass in den vorliegenden Fällen bei Berücksichtigung von nur den vier Umweltvariablen mit signifikanten Anteilen an der erklärbaren Varianz Information verloren ging, obwohl die übrigen Variablen hohe Übereinstimmungsgrade bzw. Kreuzkorrelationen aufwiesen. Gleichzeitig demonstrierte die Ähnlichkeit der Gruppierungen der Arten bei den Analysen mit 4 oder 7 Umweltvariablen, dass auch im letzteren Fall trotz ihrer partiellen Kreuzkorrelationen noch keine Instabilität des Modells auftrat.

6.3.4.2 *Taxonomische Auflösung bei der statistischen Analysen*

Bei den multivariaten Analysen, in denen der mögliche Einfluss verschiedener abiotischer Parameter auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft analysiert wurde, wurde mit mehreren Datensätzen der gleiche Test vergleichend mehrfach berechnet, zum einen mit einer Teilmenge der Daten, die nur die Adulten enthielt, zum anderen mit allen Daten. Erste Analysen waren auf Gattungsniveau oder einmal "wie bestimmt" berechnet, also mit höchster Auflösung, aber auch fraglichen Zuordnungen und teilweise mehreren Kategorien für dasselbe Taxon, je nach erreichter taxonomischer Auflösung, vgl. Tab. 26: (Liste der in Sedimentproben gefundenen Arten und ihre Gesamtabundanz). Die mit diesen Daten berechneten Varianten waren graphisch nicht mehr handhabbar und hätten manuelles oder automatisiertes Entfernen der meisten Punktbeschriftungen erfordert, ohne dass der Anteil durch die latenten Variablen erklärbarer Varianz größer gewesen wäre. Als vierte Option wurden individuenärmere Gruppen zusammengefasst, während bei den häufigen Gruppen die höchste taxonomische Auflösung beibehalten wurde. Diese Zusammenfassung in 99 taxonomische Einheiten erwies sich als geeignet und wurde für alle weiteren Analysen verwendet. Auf den so zusammengefassten Daten basierende Vergleiche zwischen Analysen der Abundanzen nur der Adulten und denen aller Stadien ergaben generell leicht schwächere Zusammenhänge bei der Variante mit nur den Adulten, was an der geringeren Individuenzahl gelegen haben dürfte. Diese Vergleiche belegten jedoch, dass der Versuch, Juvenile häufiger Gattungen der Monhysteriden, Tobriliden und Plectiden auf Artniveau zuzuordnen, zumindest keinen so erheblichen Fehler verursacht hat, dass die Analysen deutlich beeinträchtigt worden wären.

6.3.4.3 *Repräsentativität der analysierten Proben*

Die multivariate Analyse ergab sowohl bei den indirekten Verfahren als auch bei CCA und RDA, dass bestimmte Proben immer mit großem Abstand von den übrigen abgebildet wurden. Diese vier Proben zeichneten sich durch extreme Individuenzahlen aus: Die Probe 225 (Oberlauf) durch die vierfache Individuenzahl verglichen mit der nächstindividuenstärksten Probe, die Proben 243, 244 und 245 (Unterlauf) dadurch, dass sie die drei Proben mit den niedrigsten Individuenzahlen waren. Weiterhin waren sie weitgehend anoxisch (Nageltest) und können damit nicht typisch für einen Bach bei normalem Abfluss angesehen werden. Diese Verhältnisse im Unterlauf decken sich mit den Angaben von Wagner et al. 1993 und Packroff 1994 und sind auf Kolmatierungsprozesse (vgl. Brunke & Gonser 1997a) zurückzuführen, wie sie besonders im Anschluss an längere Perioden mit sehr geringer Schüttung auftreten können. Bei der extrem individuenreichen Probe des Oberlaufes, die sich auch in ihrer Zusammensetzung durch besonders viele Tylenchina von den übrigen Proben unterschied, ist eine mögliche Erklärung, dass es sich dabei um ein relativ kurz vor der Probennahme in den Bach erodiertes Stück Ufer handeln könnte, in dem noch Teile der ursprünglichen terrestrischen Nematodenfauna zu finden waren. Vor diesem Hintergrund schien es gerechtfertigt, auch eine Analyse unter Ausschluss dieser vier Proben zu versuchen. Dass die Besiedlung dieser Proben auch formale statistische Kriterien für Ausreißer erfüllen

könnte, ist zu erwarten, wurde jedoch nicht geprüft. Die Abundanzen lagen jedenfalls unterhalb des 5%- bzw. oberhalb des 95%-Quantils der Gesamtabundanzen pro Probe. Weiterhin lag bei den 94 Proben, denen Sedimentparameter zumindest zugeordnet werden konnten, die Standardabweichung der Abundanz bei 465, bei Ausschluss der erwähnten vier Proben bei nur 266.

Die Ergebnisse belegen, dass diese Proben in der Tat einen erheblichen Anteil der durch die multivariate Analyse zusammengefassten Effekte ausmachten. Dies ist ein generelles Problem bei den geringen Probenzahlen in Kombination mit hoher Variabilität.

Dieser Aspekt kann auch teilweise erklären, wieso bei den Analysen mit 46 Proben (Proben mit eigenen Sedimentparametern) die berechneten Anteile erfasster Gesamtvarianz höher waren als bei Verwendung aller 94 Proben mit „geliehenen“ Sedimentparametern. In beide Stichproben waren alle vier Ausreißerproben eingegangen, diese hatten entsprechend ein stärkeres Gewicht bei der kleineren Stichprobe. Bei den Analysen ohne Ausreißer waren dagegen die erklärten Anteile der Varianz bei der Variante mit mehr Proben ($n = 90$) erheblich höher als bei der auf nur den Proben mit eigenen Sedimentparametern basierenden Variante ($n = 42$). Demnach waren auch ohne Ausreißerproben erhebliche Anteile der Varianz als Muster erkennbar und durch latente Variablen repräsentierbar, und hier profitierte die Analyse von mehr Datensätzen.

Der Ausschluss von Ausreißern in der Statistik ist generell umstritten. Sofern keine methodischen Fehler vorliegen, die einen Ausschluss formal rechtfertigen, ist die generelle Empfehlung, alle Daten auszuwerten und ein Verfahren zu verwenden, das möglichst robust ist und auf Ausreißer nicht zu stark reagiert (z.B. Sokal & Rohlf 1995). Ausschluss von Ausreißern kann den Verdacht nähren, dass nicht zur Hypothese passende Daten unterschlagen werden sollen. Hier lag der Fall jedoch anders, da keine eindeutige Erwartung vorlag. Zwar war zu erwarten, dass der quantitative Zusammenhang zwischen gemessenen Umweltvariablen und Nematodenbesiedlung schwächer sein könnte, wenn auf die Analyse dieser abweichenden Proben (Ausreißer) verzichtet wird, gerade falls sie einen überproportionalen Anteil zur Gesamtvarianz beisteuern sollten. Andererseits könnten die von diesen Proben indizierten starken Effekte subtilere Zusammenhänge zwischen Umweltparametern und Nematodenbesiedlung überdecken, die in homogenen Proben möglicherweise erkennbar sein könnten. Die Ergebnisse zeigten weiterhin, dass auch ohne diese Proben deutliche Korrelationen zwischen Sedimentparametern und Besiedlung bestehen, dass sich insbesondere die Proben verschiedener Probenstellen deutlich voneinander separiert abbilden lassen und dass oft ähnliche Muster von Arten ermittelt wurden. Es zeigt sich aber auch, dass durch die erfassten Sedimentparameter nur ein Bruchteil der Gesamtvarianz mit der Nematodenbesiedlung in Beziehung gesetzt werden konnte. Ohne die Ausreißerproben ermittelten beide verwendeten direkten multivariaten Methoden (CCA und RDA) signifikante Zusammenhänge nur noch für einen einzigen Umweltparameter, und für das gesamte Modell lag die Irrtumswahrscheinlichkeit bei über 5%. Die in den indirekten Modellen ermittelten latenten Variablen waren mit einigen Umweltparametern signifikant korreliert, allerdings mehr mit der zweiten als mit der ersten Achse. Dies ist als Indiz zu werten, dass es auch bei Ausschluss der Ausreißerproben deutliche Gradienten und Muster in der Nematodenbesiedlung gibt, die jedoch durch die gemessenen Sedimentparameter nicht

erfasst wurden. Insofern passen die Ergebnisse der direkten und indirekten Analysen gut zusammen. Welche Umweltparameter hinter diesen Verteilungsmustern stehen könnten, war in der vorliegenden Arbeit nicht zu klären.

Ob eine Analyse mit oder ohne diese vier Proben die Verhältnisse im Breitenbach besser repräsentiert, kann nicht entschieden werden. Tatsache ist, dass im Unterlauf des Breitenbachs phasenweise kolmatierte Sedimente mit anoxischen Verhältnissen wenige mm bis cm unter der Oberfläche existierten (Wagner et al. 1993, Wagner et al. 2006). Tatsache ist ebenfalls, dass an einem montanen Bach Seitenerosion auftritt und dass terrestrische Faunenelemente regelmäßig im Bachsediment gefunden wurden, in den betreffenden Proben nur in besonders hoher Anzahl. Daher können auch die auf allen 94 bzw. 105 Proben basierenden Analyseergebnisse als für den Breitenbach repräsentativ angesehen werden.

6.3.4.4 Testen der Hypothesen und Interpretation der Ergebnisse der multivariaten Analysen

Die **Korngröße** wurde bereits in vielen meiobenthologischen Untersuchungen als eine Umweltvariable erkannt, die Zusammenhänge mit der Besiedlung aufwies (z.B. Wieser 1959, Gourbault et al. 1995, 1998, Strayer et al. 1997, Vanhove et al. 1999, Steyaert et al. 1999, Traunspurger & Bergtold 2006). Der Median der Korngrößenverteilung ist dabei eine gängige Messgröße, aber nicht notwendigerweise die aussagekräftigste. Da in der vorliegenden Arbeit auch sehr feine Fraktionen differenziert werden konnten, schien es sinnvoll, außer dem Median zwei weitere Kenngrößen in den Analysen zu berücksichtigen, insbesondere da ein ursächlicher Zusammenhang vermutet wurde zwischen Nahrungsaufnahme und der Präsenz feiner mineralischer Partikel (Traunspurger, pers. Mittlg., s. folgende Seite). Diese Erwartung bestätigte sich nur bedingt, woraus gefolgert werden kann, dass die Struktur des Sedimentskeletts und damit seine Durchlässigkeit und Passierbarkeit im Breitenbach eine stärkere Bedeutung hatte. Ob diese Zusammenhänge mehr direkter Art sind (z.B. Passierbarkeit des Lückensystems für Nematoden) oder indirekt (z.B. Durchströmung, Sauerstoffversorgung, Erreichbarkeit der Nematoden für Fressfeinde), kann anhand der vorliegenden Daten nicht entschieden werden.

Die Variable **Zeit** erfasste als ordinale Variable erwartetermaßen nur geringe, als Dummy-Variable dagegen erhebliche Anteile der Varianz. Auf der Suche nach möglichen Mustern wurde zunächst eine einfachere Dummy-Variable eingeführt ("Flut"), die für alle vor dem Winterhochwasser genommene Proben auf "0" und für die danach auf "1" gesetzt war⁴³. Diese sehr simplizistische Variable deckte einen nennenswerten Anteil der Varianz ab, aber nur wenn keine anderen Zeitvariablen angeboten wurden. Diese Beobachtung führte zu der Hypothese, dass möglicherweise der zeitliche Abstand zu letzten Hochwasserereignis eine

⁴³ Bei den direkten Verfahren war diese Umweltvariable in allen Analysen, in denen die Zeit als Kovariable definiert worden war, vor vorneherein wegen vernachlässigbar kleiner Varianz ausgeschlossen worden; der durch sie erfasste Anteil der Varianz war durch die spezifischeren Kovariablen besser abgedeckt.

geeignete erklärende Variable für die Nematodenbesiedlung sein könnte, wobei nach jeder Störung durch ein Flutereignis eine Sukzession zurück zu einem hypothetischen Klimax-Stadium in ungestörten Verhältnissen postuliert wurde. Die in den direkten Analysen durch diese Variable erklärbaren Anteile waren jedoch sehr klein und die Zusammenhänge statistisch nicht signifikant, so dass diese Sukzessions-Hypothese verworfen werden musste.

Als Dummyvariablen definierte Termine konnten, wenn sie als Kovariable in die Analyse einging, meist über 30% der Varianz erklären. Auch bei Ordinationsanalysen an der langjährigen Emergenz der Wasserinsekten des Breitenbaches war die Variable Zeit diejenige, die den größten Anteil an der Variabilität erklären konnte (Wagner & Schmidt 2004), jedoch in diesem Fall nur, wenn sie mit den Daten des vorangegangenen Jahr verglichen wurden. Dies wird an dem oft univoltinen Lebenszyklus vieler Wasserinsektenarten liegen, wo die Schüttung während der frühen Larvalentwicklung einen erheblichen Einfluss auf das Abschneiden der neuen Generationen der verschiedenen Arten haben wird. Bei den Nematoden wird eine entsprechende Verzögerung oft kürzer sein, muss jedoch prinzipiell ebenfalls bedacht werden.

Vor dem Hintergrund der Dominanz bakterienfressender Nematoden schien es sinnvoll, den **Phospholipidgehalt** als Maß für die mikrobielle Aktivität zu bestimmen. Die Hypothese war, dass dieser Parameter eine deutlichere Korrelation zur Besiedlung durch bakterienfressende Nematoden zeigen sollte als der allgemeinere Parameter des Gehaltes an organischer Substanz. Auch diese Hypothese bestätigte sich nicht. Das einzige Modell, in dem hochsignifikante Korrelationen zwischen der ersten Ordinationsachse und dem Parameter "Mikrobiologische Aktivität" festgestellt wurde, basierte auf der Analyse einer Teilmenge von Proben des Unterlaufes, und hier war der Zusammenhang sogar negativ (also sinkende Nematodenabundanzen bei steigender mikrobieller Aktivität), was für als Bakterienfresser eingestufte Nematoden überraschend ist, siehe aber S. 325 und 367. In den übrigen Fällen war der Gehalt organischer Substanz als erklärende Variable ebenso gut geeignet wie die mikrobielle Aktivität.

Die Hypothese, wonach der **Anteil sehr feiner mineralischer Partikel** mit einem Durchmesser von 5 µm oder geringer die Abundanz von Bakterienfressern limitieren könnte (Traunspurger, pers. Mittlg.), konnte nicht verifiziert werden, solange alle Proben mit Sedimentparametern analysiert wurden, da andere Sedimentparameter mit den aus den Abundanzdaten berechneten latenten Variablen immer besser korreliert waren. Ohne die 4 Ausreißerproben bestand dagegen sowohl bei indirekten als auch bei direkten Verfahren ein positiver Zusammenhang zwischen der Umweltvariable und den Abundanzen insbesondere der Monhysteriden, was bedeutet, dass in Proben mit weniger Partikeln in den beiden feinsten Fraktionen (< 2 µm und 2-5 µm) - also mit insgesamt gröberen Partikeln - höhere Besiedlungsdichten beobachtet wurden als in solchen mit mehr feinen Partikeln. Die Wechselbeziehung war bei den direkten Methoden allerdings nicht statistisch signifikant. Wenn alle Proben in die Analyse einbezogen werden, scheinen andere stärkere Gradienten zu dominieren und der Zusammenhang war nicht erkennbar. Insgesamt liefern die Analysen jedoch einen Hinweis darauf, dass es in der Tat eine negative Beziehung zwischen der Anzahl sehr feiner mineralischer Partikel und den Abundanzen der Mehrheit der Monhysteridae zu geben scheint.

Die allgemeine Hypothese, wonach Sedimenteigenschaften im Breitenbach in Zeit und Raum variieren, die Lebensgemeinschaft ebenfalls in Zeit und Raum variere und ein kausaler Zusammenhang zwischen beiden bestehe, wurde durch die Ergebnisse der Ordinationsanalysen bestätigt. Zusammenhänge zwischen Umweltparametern und der Lebensgemeinschaft der Nematoden des Breitenbaches wurden gefunden und waren oft hochsignifikant. Die deutlichsten Gradienten wurden zwischen der Nematodenbesiedlung und Korngrößenparametern beobachtet, gefolgt von Wassergehalt und spezifischem Gewicht der Sedimentproben. Die Beziehungen zwischen der Nematodenbesiedlung und mikrobiologischer Aktivität oder dem organischen Gehalt waren teilweise ebenfalls signifikant, jedoch weniger eng als erwartet.

Praktisch alle Nematodenarten waren mit der latenten Variable der ersten Achse gleichsinnig korreliert, d.h. es gab keine Gruppe von Arten, die die Proben bevorzugte, in denen die meisten anderen fehlten. Die in der Achse 1 zusammengefassten Umweltvariablen beeinflussten die meisten Arten mehr oder weniger in der gleichen Weise, nur wenige Arten waren neutral. Auf der Achse 2 gab es dagegen etwa gleich viele Arten mit positiver wie mit negativer Auslenkung. Welche Mechanismen die beobachteten Muster verursacht haben könnten, bleibt jedoch spekulativ. Es ist auch offen, ob andere Sedimenteigenschaften, die nicht gemessen wurden, sondern lediglich mit den gemessenen Parametern mehr oder weniger gut korreliert sind, eine mechanistische Klärung erlaubt hätten. So wurde der Sauerstoffgehalt der Sedimente leider nicht gemessen, sondern nur qualitativ abgeschätzt. Rostansatz an einem ins Sediment gestochenen Nagel erlaubte, die oxische Schichtdicke abzuschätzen, jedoch lag diese Information nur für den Proben benachbarte Bereiche vor, nicht für die Proben selbst. Quantitative Daten zum Sauerstoffgehalt und Redoxpotential des Sedimentes hätten möglicherweise weitergehende Einsichten ermöglicht.

Die Analysen belegen weiterhin, dass die Zusammenhänge zwischen den Vorkommen der Arten und den Umweltparametern viel komplexer sein müssen als die verwendeten Modelle: Bei einer direkten Regressionsanalyse bestand nur selten eine signifikante Korrelation zwischen einem gemessenen Umweltparameter und dem gleichzeitigen Vorkommen einer Art, der irgend einen prognostischen Wert hätte (siehe Tafeln 1-39); und im übrigen sind Korrelation und Vorhersagekraft nicht dasselbe. In den multivariaten Analysen konnten zwar hochsignifikante Zusammenhänge zwischen den Abundanzdaten, den daraus abgeleiteten latenten Variablen und abiotischen Parametern ermittelt werden. Dies bedeutet jedoch nicht, dass die ermittelten latenten Variablen mit einer bestimmten Umweltvariable gleichgesetzt werden könnten, und noch weniger, dass man aus den Werten der Umweltparameter sicher die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft prognostizieren könnte. Zu diesem Schluss kamen auch Beier & Traunspurger 2003b⁴⁴.

⁴⁴ Jene Untersuchung schloss allerdings keine Sedimentparameter wie Korngrößen, Sedimentdichte oder mikrobiologische Aktivität ein. In der Studie waren mögliche Zusammenhänge zwischen Nematodenbesiedlung und chemischen Wasserparametern als Umweltvariablen untersucht worden, welche wiederum im Breitenbach nicht untersucht wurden, da sie hier nur wenig variieren (Schmidt, unpublizierte Beiratsberichte für die MPG, persl Mittlg.).

Diese Ergebnisse sind insofern nicht überraschend, da es A) nicht notwendigerweise einen Parameter gibt, der für mehrere dominante Arten einen gleichgerichteten zentralen Einfluss auf die Population hat, B) unwahrscheinlich ist, dass ein solcher Parameter unter den direkt messbaren Parametern ist, und C) kein direkter Zusammenhang zwischen dem momentan gemessenen Wert und der aktuellen Population bestehen wird, es sei denn, der Wert ändert sich nur unwesentlich innerhalb längerer Zeiträume.

Zu B: Jeder der gemessenen Parameter bestimmt das Mikrohabitat eines Nematoden, aber in verschiedener Weise. Parameter wie Körnung oder Wassergehalt geben Hinweise auf die Größe des Lückensystems und damit seine Passierbarkeit für Nematoden verschiedener Größen und für ihre Feinde, mögliche Störung durch mineralische Partikel bei der Nahrungsaufnahme (Traunspurger, pers. Mittlg.), die Verfügbarkeit von bakterieller Biomasse etc., um nur einige zu nennen. Der gleich Faktor kann auch antagonistische Wirkungen haben: Eine hohe bakterielle Biomasse kann einerseits eine reiche Nahrungsquelle darstellen (z.B. Michiels & Traunspurger 2005a), andererseits zu reduzierenden Verhältnissen führen, und schließlich können bestimmte Bakterien auch Pathogene für Nematoden darstellen (siehe Beobachtung von Interaktionen zwischen Nematoden und anderen Biota, S. 325). Auch bei der Korngröße ist kein allgemeiner Zusammenhang zu erwarten, da das Lumen des Lückensystems verschiedenen Nematodenarten und ihrer Feinde in unterschiedlicher Weise beeinflussen wird. Wie genau, ist noch weitgehend unbekannt, wenn auch eine jüngere experimentelle Arbeit (Hohberg & Traunspurger 2005) und einige jüngere Arbeiten an natürlichen Nematoden-Lebensgemeinschaften (Duft et al. 2002, Bergtold & Traunspurger 2004, Beier et al. 2004, Michiels & Traunspurger 2004b) beginnen, diese Interaktionen zu durchleuchten. Die Verhältnisse werden weiterhin dadurch kompliziert, dass Sedimente ähnlicher Eigenschaften entweder in Bereichen aufsteigenden Grundwassers liegen können (also Exfiltrationsbereiche, in denen Grundwasser durch das Sediment in den Wasserkörper steigt) oder umgekehrt Infiltrationsbereiche, in denen Bachwasser vermehrt in das hyporheische Sediment eindringt (Exfiltration = upwelling und Infiltration = downwelling). Die mitgeführten gelösten und ungelösten Partikel, die im Sediment zurückgehalten werden können (vgl. Fiebig 1995, 1997, Brunke et al. 1998), können einen Einfluss auf die Mesofauna haben, ohne dass diese Effekte anhand der gemessenen Parameter erkennbar sein müssen. Die Verhältnisse werden weiter dadurch kompliziert, dass die Ausdehnung der Bereiche aufsteigenden bzw. versickernden Grundwassers erheblich variiert, abhängig von der Schüttung und dem Niveau des oberflächennahen Grundwassers (z.B. Brehm & Meijering 1982, Brunke et al. 1998).

Zu C: Gleichförmige Verhältnisse über einen längeren Zeitraum, innerhalb dessen sich eine bestimmte Lebensgemeinschaft ausbilden und stabilisieren kann, sind eher in statischen Wasserkörpern zu erwarten als in dynamischen Fließgewässern wie dem Breitenbach, in dem permanente Umlagerungen der Normalfall sind, tiefgreifende Veränderungen durch z.B. Hochwasserereignisse in unregelmäßigen Abständen auftreten und Phasen gewisser Stabilität nur zeitweise und lokal begrenzt auftreten. Im Untersuchungszeitraum bestanden solche stabilen Verhältnisse im Unterlauf im zweiten Halbjahr 1994. Doch selbst in dieser Phase bestanden Trends sowohl hinsichtlich der Besiedlung (zunächst abnehmende, ab November ansteigende Besiedlungsdichten) als auch hinsichtlich der Sedimentparameter (abnehmender

Gehalt organischer Substanz, abnehmende mikrobielle Besiedlung). Da in dem Zeitraum aufgrund niedriger Fließgeschwindigkeiten Umlagerung oder Auswaschung nicht beobachtet wurden, werden die Änderungen bis zum November als Folge des Abbaus organischer Substanz und Kolmatierung des Sedimentes interpretiert, in dem die Bedingungen für die Mehrheit der Nematoden sich offensichtlich verschlechterte, bis steigende Abflussmengen zumindest in der oberen Sedimentschicht wieder vermehrte Durchströmung und damit bessere Sauerstoffverhältnisse mit sich brachten. Dieser Zusammenhang bestand nicht mehr nach den Hochwasserereignissen. Folglich kann auch ein ausgefeiltes multivariates Modell, wenn es über den gesamten Probenahmezeitraum und an allen Probestellen gleichzeitig angewendet wird, nur stark dominierende generelle Zusammenhänge erfassen. Eine getrennte Auswertung bestimmter Proben nur von einem bestimmten Zeitraum und einer bestimmten Probenstelle kam erwartungsgemäß zu anderen Ergebnissen, nur dass die geringe Zahl ausgewerteter Proben weitergehende Analysen nicht zuließ, abgesehen von dem einen Fall, in dem 24 Proben des Unterlaufes aus der Periode vor dem Flutereignis separat analysiert worden waren.

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass abiotische Faktoren wie Änderungen der Wasserschüttung multiple direkte und indirekte Effekte auf verschiedene andere abiotische Parameter hatten, deren Kombination einerseits zu initialen direkten Effekten auf die Nematoden-Lebensgemeinschaft (nämlich der drastischen Ausdünnung einiger Populationen), andererseits zu verzögerten Effekten aufgrund veränderter Entwicklung von Populationen verschiedener Arten unter veränderten Rahmenbedingungen der Habitate geführt hat. Bei den Emergenzdaten ist dieser Verzögerungseffekt noch deutlicher: Wagner & Schmidt 2004 fanden mit indirekter Ordinationsanalyse (nur das univariate Modell CCA und Hybrid-DCA, vgl. 6.1.5.1.1, S. 160), dass die Zusammenhänge zwischen Umweltvariablen und Populationsdichten des Jahres dann am deutlichsten waren, wenn die Emergenzdaten mit den Umweltparametern des Vorjahres in Beziehung gesetzt wurden. Das ist insofern nicht überraschend, als viele Wasserinsekten einen univoltinen Populationszyklus aufweisen, die Larvenstadien eines Emergenzjahrgangs also durch die abiotischen Verhältnisse des Vorjahres entscheidend beeinflusst waren. Bei den Nematoden müsste analog mit einer kürzeren Verzögerungsperiode gerechnet werden. Da die Zahl der Generationen bei den Nematoden des Breitenbaches nach den Abschätzungen der vorliegenden Arbeit jedoch zwischen 1 und 17 variierte, ist nicht mit einer für alle oder auch nur die Mehrheit aller Arten zutreffenden Verzögerungsphase zu rechnen, und es wurde daher nicht versucht, z.B. die Abundanzen mit der Wasserschüttung des Vormonats direkt in Beziehung zu setzen.

Dass einfache lineare oder unimodale Beziehungen zwischen der Nematodenbesiedlung und Umweltparametern überhaupt nachweisbar waren und sogar hochsignifikante Beziehungen bestanden, war angesichts der Vielschichtigkeit der Zusammenhänge nicht unbedingt zu erwarten.

Die vorliegende Analyse zeigt allerdings auch, dass die Besiedlung lotischer Sedimente durch die in dieser Arbeit gemessenen Sedimentparameter nicht sicher prognostiziert werden kann. Zu ähnlichen Schlussfolgerungen kamen die Autoren der wenigen Arbeiten, in denen abiotische Parameter mit Fließgewässernematoden in Beziehung gesetzt wurden (z.B. Ocaña & Picazo 1991, Bazzanti 2000, Beier & Traunspurger 2003a, b, c). Viele Arten scheinen eine weite ökologische Amplitude zu haben. Vermutlich ist dies

sogar eine Grundvoraussetzung für das Überleben in diesem heterogenen und instabilen Habitat. Weiterhin belegen die Daten jedoch auch, dass nahe verwandte Arten an verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten auftraten, es also konkurrenzvermeidende Einnischungen geben könnte. Beispiele dafür waren z.B. die beiden etwa gleich häufigen Tobriliden *Epitobrilus allophysis* und *Semitobrilus pellucidus* oder die verschiedenen *Monhystera*-, *Eumonhystera*- und *Monhystrella*-Arten. Auch Ocaña & Picazo 1991 hatten gegenläufige Reaktionen unterschiedlicher Monhysteriden-Arten auf eine gegebene Umweltvariable beobachtet. Dass auch im Breitenbach *Monhystera paludicola* gerade im Unterlauf und dort in den alten Sedimenten vor dem Hochwasser besonders häufig war, deckt sich mit den Beobachtungen im Königssee, wo die Art im Profundal und dort auch noch in tieferen Sedimentschichten nachgewiesen wurde (Traunspurger 1991a, 1996c). *Monhystera* sp. 3 und *M.* sp. 4 waren sogar noch stärker auf den Unterlauf konzentriert, wo 94% der Individuen der Art gefunden wurden. Andere *Monhystera*-Arten hatten dagegen den Schwerpunkt ihres Vorkommens im Mittellauf (*Monhystera* sp. 2, *M.* sp. 6) und traten kaum mit *Monhystera paludicola* gemeinsam auf. *M.* sp. 6 besiedelte den Unterlauf allerdings in größeren Dichten nach dem Hochwasser, löste *M. paludicola* dort gewissermaßen ab. Auch von anderen artenreichen Taxa wie den Tobriliden ist seit langem bekannt, dass verschieden Arten deutlich unterschiedliche Habitatpräferenzen haben, z.B. mehr oder weniger tolerant gegenüber anoxischen Verhältnissen sind (z.B. Micoletzky 1914, Micoletzky 1925, Hirschmann 1952, Zullini 1982).

Zusammenfassend muss festgestellt werden, dass eine Aufklärung der zugrundeliegenden Mechanismen für die Verteilung von aquatischen Nematodenarten in Zeit und Raum vermutlich experimentellen autökologischen Studien vorbehalten bleiben wird.

6.3.5 Abschätzung von Generationszeiten, Biomasse und Produktion

6.3.5.1 Diskussion der Bestimmung der Generationszeiten

Wie in den Abschnitten zu den einzelnen häufigen Arten dargestellt, kann im Prinzip anhand der Verteilung der Körpergrößen im Jahresgang die Entwicklungsdauer der Art ermittelt werden. In günstigen Fällen kann die Entwicklung einzelner Kohorten deutlich verfolgt werden. Dazu müssen allerdings neben ausreichenden Abundanzen weitere Voraussetzungen erfüllt sein:

- a) Die juvenilen Stadien müssen bestimmbar oder zumindest ab einer bestimmten Größe zuzuordnen sein.
- b) Die Entwicklung sollte durch äußere Einflüsse wie Hochwasser oder Trockenfallen nicht unterbrochen sein.
- c) Einzelne Kohorten sollten sich möglichst synchron entwickeln.
- d) Die Probenahmeintervalle müssen kurz genug sein im Verhältnis zur Entwicklungszeit.

Zu a): Wenn bei einer Gattung über 80 % aller adulten Individuen der gleichen Art angehören, ist dies in der Regel auch die einzige Art mit auswertbaren Abundanzen. In diesen

Fällen wurden alle Juvenile der Gattung in die Analyse mit einbezogen. Andernfalls war trotz hoher Abundanzen keine weitergehende Analyse möglich. Dies betraf vor allem eine Reihe von Arten innerhalb der Monhysteridae. Bei anderen gelang die Differenzierung auch kleinerer Juveniler aufgrund morphologischer Merkmale (z.B. *Tobrilus*, teilweise *Plectus* und *Eumonhystera*).

Zu b): Äußere Störungen des Ökosystems können starke Abundanzschwankungen zur Folge haben. Bei insgesamt hohen Abundanzen kann eine Interpretation dennoch möglich sein, wenn die relativen Häufigkeiten einzelner Stadien dargestellt werden.

Zu c): Bei vielen Arten wurden tatsächlich distinkte Kohorten beobachtet. Dieses Ergebnis war insofern nicht zwingend zu erwarten, als gerade im Oberlauf kaum jahreszeitliche Schwankungen insbesondere der Temperatur auftreten und also eine kontinuierliche Entwicklung über das Jahr möglich sein müsste. Damit entfällt zumindest ein wesentlicher potentieller synchronisierender Parameter. Tatsächlich treten auch bei einer Reihe von Arten verschiedenen Größenklassen zu allen Jahreszeiten auf, was sich mit Beobachtungen Traunspurgers 1991a deckt. Über die biologische Ursache der dennoch zu beobachtenden synchronen Entwicklung einzelner Kohorten lässt sich nur spekulieren. Eine biologische Notwendigkeit z.B. wegen Paarfindung entfällt bei den meisten Arten des Breitenbaches, da sie sich parthenogenetisch fortpflanzen. Möglicherweise wird die Population von starken äußeren Störungen (insbesondere Hochwässern) immer wieder synchronisiert. Da die Eier jedoch bei vielen Arten über einen im Vergleich zur Adoleszenz längeren Zeitraum abgegeben werden (z.B. Muschiol & Traunspurger 2007), sollte sich bei diesen Arten eine etwaige Synchronisation schnell wieder verwischen. Bei Arten mit langer Adoleszenz und kurzer reproduktiver Phase, wie es z.B. bei den Tobriliden, *Dorylaimus* oder *Ironus tenuicaudatus* der Fall zu sein scheinen, kann sich eine Synchronisation dagegen über mehrere Generationen erhalten, sofern die Entwicklungszeiten einzelner Individuen nur wenig voneinander abweichen und sofern keine biologischen Besonderheiten wie verzögerter Schlupf vorkommen, wie es von Wasserinsekten bekannt ist (z.B. Zwick 1996a, 1996b). Bei den beobachteten Arten ist darüber jedoch bislang nichts bekannt.

Zu d): Die vierwöchigen Besammlungsintervalle sind vermutlich das größte Hindernis für eine erfolgreiche Beobachtung der Entwicklungsdauer. Traunspurger 1998 schlug wöchentliche Besammlungsintervalle für Populationsuntersuchungen vor. Bei den vorliegenden vierwöchigen Besammlungsintervallen wären theoretisch maximal sechs Generationen pro Jahr beobachtbar, ideale Synchronisation über mehrere Monate vorausgesetzt. Da die Populationen in der Regel nicht vollständig synchronisiert sind und starke Abundanzschwankungen die Interpretation erschweren, dürfte bei zwölf Besammlungen pro Jahr die praktische Grenze der Auflösung bei drei bis vier Generationen pro Jahr liegen. Aus den Angaben der Literatur ist mit ein bis 30 Generationen pro Jahr zu rechnen. Damit war von vorneherein zu erwarten, dass die vorliegende zeitliche Auflösung bei einem erheblichen Teil der Arten, nämlich allen mit mehr als vier Generationen pro Jahr, keine interpretierbaren Ergebnisse hinsichtlich Entwicklungsdauer ergeben würde.

Bei allen Arten, die ausreichend häufig gefunden worden waren und bei denen die Juvenilen ausreichend sicher bestimmbar waren, wurden die Fänge der Falle D monatsweise ausgewertet, wobei nur exemplarisch einige Abbildungen in diesen Bericht übernommen

wurden. Dabei wurde nach Stadien und Geschlecht und nach Körpergröße aufgeschlüsselt (siehe Abb. 29 - Abb. 44 unter Biologie der einzelnen Arten). Es waren regelmäßig Häufungen bestimmter Größen zu beobachten, die auf das Heranreifen einzelner Kohorten schließen ließen. Bei der ersten vorläufigen Interpretation der Größenverteilungen waren scheinbar bei keiner der 19 eingehend untersuchten Arten mehr als 3,5 Generationen pro Jahr zu erkennen (vgl. Abb. 67). Die Schwierigkeit lag darin, zu erkennen, in welchen Fällen tatsächlich einzelne Kohorten langsam heranreiften und in welchen bei sehr viel kürzeren Generationszeiten Interferenzen auftraten. Eine Art, die gut synchronisiert ist und 13 Generationen pro Jahr hervorbringt, könnte bei 12 Probenahmen pro Jahr ein ähnliches Bild ergeben wie eine Art, deren Entwicklungszyklus tatsächlich ein Jahr dauert. Reifen mehrere Kohorten zeitlich versetzt heran, können solche Interferenzen auch schon bei deutlich weniger Generationen pro Jahr auftreten. In diesen Fällen ergäbe die erste Interpretation der monatsweisen Darstellung der Größenverteilungen immer zu niedrige Schätzwerte für die Generationszahlen. Deutliche Hinweise auf solche Interferenzen sind Kohorten, die in der Größe scheinbar stagnieren oder sogar von Monat zu Monat in der Größe abzunehmen scheinen. Dies schien auch bei der häufigsten Art, *Eumonhystera breitenbachi* beim Probenahmeort D der Fall gewesen zu sein, siehe Abb. 40, wo die mittlere Größe von Kohorten in aufeinanderfolgenden Proben abzunehmen schien (z.B. Proben Nov. 94 – Jan. 95), in anderen Proben leicht zunahm (siehe Proben April 95 – Mai 1995). Dies kann als Hinweis darauf gedeutet werden, dass im Winter die Generationszeit etwas länger war als das Probenahme-Intervall von 4 Wochen, im Frühjahr etwas kürzer. Diese Interpretation ist nicht zwingend, wird durch die Daten der größeren Arten jedoch gestützt. Jede Aussage über Entwicklungsgeschwindigkeiten kleinerer Arten bleibt bei den Besammlungsintervallen von 4 Wochen bis zu einem gewissen Grad spekulativ, zumal auch beim Vorliegen von Interferenzen keine Sicherheit besteht, ob das Besammlungsintervall der Generationsdauer oder einem vielfachen derselben entspricht.

Postuliert man, dass der von Vranken et al. 1986) nachgewiesene Zusammenhang zwischen Biomasse und Entwicklungsdauer im Prinzip auch im Fließwasserhabitat gelten sollte, ergab sich zwanglos, dass nur im Fall der sechs großen Arten die per Formel ermittelten Generationszahlen mit den Abschätzungen anhand der Größenverteilung in Übereinstimmung zu bringen waren. Für die übrigen Arten lagen die aus den Größenverteilungen geschätzten Generationszahlen pro Jahr deutlich zu niedrig, so dass sie als Fehlinterpretationen gewertet und nicht bei der Ermittlung der Parameter a und b für die Breitenbach verwendet wurden (siehe leere Signaturen in Abb. 67).

Die modifizierte Vranken'sche Formel ist mit größter Vorsicht zu interpretieren, da sie auf den Beobachtungen an nur sechs Arten basiert. Weil es sich dabei nur um größere Arten handelt, musste in Richtung der kleinen Arten extrapoliert werden, was prinzipiell problematisch ist. Das in Abb. 67 als leere Signatur dargestellte Wertepaar der dominanten Art *E. breitenbachi* mit 12 vermuteten Generationen pro Jahr liegt jedoch sehr nahe der Regressionsgrade und bestätigt insofern die Annahmen.

Die vorhandenen Literaturwerte beziehen sich auf andere Habitate, eine Anwendung der originalen Vranken'schen Formel ist mit den sechs "sicheren" Generationsabschätzungen unvereinbar, und andere Hochrechnungen der Produktion verwenden eine mittlere

Generationszahl für alle Taxa (z.B. Traunspurger 1991a) oder nur einen Biomassewert (Plante & Downing 1989, Brey 1990 zitiert in Tumbiolo & Downing 1994). Daher ist die hier angewandte Berechnung bei allen Einschränkungen als Fortschritt zu sehen, da sie aus den direkt im Habitat beobachtbaren Generationszahlen einiger Arten die Generationszahlen der übrigen in Abhängigkeit von ihrer Größe herleitet und weiterhin die gemessenen Körpermaße jedes einzelnen Individuums als Biomasse mit jener Generationszahl zu einer relativ genauen Produktionsabschätzung verbindet.

Sowohl die individuelle Biomasse als auch die Zahl der Generationen variierten erheblich zwischen den Arten. Überschlagsrechnungen, die eine mittlere Generationszahl annehmen, sind daher stark fehlerbehaftet. Doch selbst unter der Voraussetzung, dass die für den Breitenbach abgeschätzten Generationszahlen zutreffen, sind Überschlagsrechnungen ungenau, da z.B. abgeschätzt werden muss, welche mittlere Generationszahl man verwendet, ob man ein gewichtetes Mittel auf Individuenzahlen oder auf Biomasse bezogen zugrunde legt, ob man das arithmetische Mittel oder den Median verwendet. Wegen der nicht normalen Verteilung der Werte über eine weite Spanne variieren die Ergebnisse der Produktionsabschätzung um mehr als eine Größenordnung. Als möglichst genaue Annäherung wurde daher für jedes einzelne Individuum sein Beitrag zur Produktion ermittelt. Dies erleichtert auch die spätere Auswertung der Produktionsdaten unter verschiedenen Aspekten.

Die berechneten Produktionsangaben sind als konservative Abschätzung anzusehen, zum einen, da keine Extraktionsmethode alle Individuen erfasst, zum anderen, da die Probenahmeintervalle schnell aufeinanderfolgende Generationen nicht erkennen ließen und die für den Breitenbach hochgerechneten Zahlen von 1 - 17 Generationen pro Jahr eher im unteren Bereich der Literaturangaben angesiedelt sind. Andererseits muss man berücksichtigen, dass das Habitat vergleichsweise nährstoffarm ist und die mittlere Jahrestemperatur bei etwa 8 °C liegt, was mit optimierten Laborbedingungen, in denen *C. elegans* bei 20°C und optimalen Bedingungen 53 Generationen pro Jahr hervorbringt, nicht vergleichbar ist.

6.3.5.2 Produktionsberechnungen in der Literatur

Es gibt allgemeine Formeln zur Abschätzung der sekundären Produktion in Abhängigkeit von der Temperatur. Plante & Downing 1989 ermittelten die Produktion nach der Formel $\log P = 0,06 + 0,79 \log B - 0,16 \log W + 0,05 T_s$, wobei B = mittlere Biomasse pro Jahr in g Trockengewicht/m², W = Biomasse des Adulten in mg und T_s = Temperatur des Oberflächenwassers in °C. Brey 1990, zitiert in Tumbiolo & Downing 1994, schätzte die Biomasse nach der Formel $\log P = -0,4 + 1,007 \log B - 0,27 \log W$ ab, während Tumbiolo & Downing 1994 für marine Nematoden die Einbeziehung einer Tiefenangabe Z (in Metern) vorschlugen; sie geben zwei ähnliche Formeln an, von denen die hier angegebene ein leicht höheres Ergebnis lieferte. Sie verglichen die Datensätze zahlreicher Arbeiten mit den angegebenen Biomassen, Individualgewichten Adulten und Temperaturdaten und berechneten daraus die Formel

$$\log P = 0,18 + 0,97 \log B - 0,22 \log W_m + 0,04 T - 0,014 T \log (Z+1).$$

Ihr Datensatz enthielt Literaturdaten verschiedener systematischer Gruppen des Benthos, allerdings keiner Nematoden, sondern Gruppen mit deutlich höheren Individualgewichten.

Die mittlere individuelle Biomasse der Breitenbach-Nematoden betrug $0,175 \mu\text{g}$, das Mittel der Biomasse Adulter lag jedoch bei $0,417 \mu\text{g}$ Frischgewicht (berechnet als Mittel gewichtet nach Individuenanzahlen), dieser Wert wird in den allometrischen Formeln von Plante & Downing 1989, Brey 1990 und Tumbiolo et al, 1994 verwendet. Mit einer mittleren Jahrestemperatur von 8°C , der mittleren individuellen Biomasse Adulter von $0,000104 \text{ mg dw}$ (Trockengewicht) und der mittleren Biomasse in den Proben von $0,112 \text{ g dw/m}^2$ (Einheiten wie bei den Autoren) lagen die Produktionsabschätzungen für den Breitenbach nach Plante & Downing, 1989, Brey 1990 und Tumbiolo & Downing, 1994 zwischen $0,26 \text{ g C/m}^2/\text{a}$ und $1,31 \text{ g C/m}^2/\text{a}$, wobei Breys Wert der niedrigste war. Die in der vorliegenden Arbeit berechnete Nematodenproduktion von $0,6 \text{ g C/m}^2/\text{a}$ liegt im mittleren Bereich der Hochrechnungen. Die P/B-Werte der Hochrechnungen nach den oben zitierten Autoren lagen für die Breitenbachdaten zwischen 4,7 und 23,5, die der vorliegenden Arbeit bei 10,7, was bei geometrischer Betrachtung ebenfalls als ein Wert im zentralen Bereich der Spanne anzusehen ist. Insgesamt zeigte sich eine generelle Übereinstimmung der Berechnungen.

Die hier angenommenen Generationszeiten einzelner Arten des Breitenbaches resultierten in einer mittleren Zahl von nur 3,6 Generationen pro Jahr (gewichtetes Mittel bezogen auf Biomasse, nicht auf Abundanzen). Dies ist als vergleichsweise niedriger Wert anzusehen, Traunspurger 1991a setzte bei seinen Produktionsabschätzungen des Königssees im Mittel 10 Generationen für alle Nematoden an, basierend auf Abschätzungen der Generationszeiten nach Vranken. Muschiol & Traunspurger 2007 fanden in Laborkulturen von Höhlennematoden der Gattungen *Panagrolaimus* und *Poikilolaimus* mittlere Generationszeiten von 13,8 und 26,2 Tagen bei Biomassen von $1,53$ und $1,92 \mu\text{g}$ Trockengewicht, was etwa 26,4 und 13,9 Generationen pro Jahr entsprach. Nach Vrankens Formel werden Generationszeiten von 62 und 72 Tagen und damit nur 6 bzw. 5 geschätzte Generationen pro Jahr ermittelt. Die Autoren schlossen daraus, dass die Hochrechnungen nach Vranken et al. 1986 die meiobenthische Produktion generell eher unterschätze, wofür es von anderen meiobenthischen Gruppen ebenfalls Belege gebe (Muschiol & Traunspurger 2007).

Nach meiner Interpretation der Daten des Breitenbaches war dagegen davon auszugehen, dass die originale Vranken'sche Formel die Zahl der Generationen eher überschätzt.. Gerlach 1971 hatte ein P/B – Verhältnis von 9 und damit eine mittlere Generationszahl von 3 angenommen, und dieser Wert werde noch oft verwendet, wenn die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft nach Arten unbekannt sei (Muschiol & Traunspurger 2007). Meine Interpretation der Daten des Breitenbaches liegt näher an Gerlachs früher Einschätzung. Möglicherweise sind ökologische Unterschiede die Ursache für die divergierenden Berechnungen: Die von Muschiol untersuchten Nematoden stammen aus der Movile Höhle (Rumänien), die sich durch eine einzigartige und hohe chemoautotrophe Produktion und Bakterienmatten auszeichnete, in denen die Nematoden lebten. Dem waren die beiden untersuchten Gattungen möglicherweise angepasst. Im Profundal des oligo-mesotrophen Brunnsees (Bergtold & Traunspurger 2005, Bergtold & Traunspurger 2006)

wurde dagegen für die Nematoden ein P/B-Verhältnis von 9 ermittelt, mit was dem für den Breitenbach ermittelten übereinstimmt. Aus einer Zusammenfassung von Felddaten zu Generationszeiten und Produktion von Bergtold & Traunspurger 2006 lässt sich zusammenfassend feststellen, dass die Felddaten für mache große Nematoden wie *Tobrilus grandipapillatus* oder *Ironus tenuicaudatus* (Daten von Bretschko 1973) auf mehr Generationen pro Jahr schließen ließen als mit der Vranken'schen Formel berechnet, während es bei kleineren Arten wie *Ethmolaimus pratensis*, *Monhystera stagnalis* und *M. paludicola* umgekehrt war (Daten von Bretschko 1973, Pehofer 1989, Traunspurger 1991a und 1996c, Zusammenstellung von Bergtold & Traunspurger 2006). Generell stimmen die für *Ethmolaimus pratensis*, *Monhystera. paludicola* oder *Tobrilus* s.l. spp. ermittelten Generationszahlen des Breitenbaches gut mit den in alpinen Seen beobachteten überein.

6.3.5.3 Diskussion der ermittelten Produktion

Traunspurger 1991a berechnete für Profundal und Liftoral des Königsees Nematodenproduktionen von 0,03 bis 0,33 g C/m²/a. Vergleichende Untersuchungen in anderen Alpenseen ergaben leicht höhere Mittelwerte für Funtensee und Schwarzensee, den Profundalwerten des Königsee entsprechende Biomassen im Grünsee, der erheblich tiefer und nährstoffärmer war und ein gröberes Sediment aufwies (Traunspurger 1991b). Bergtold & Traunspurger 2005 ermittelten eine mittlere Biomasse von 0,1 g C/m² und eine Produktion von 1,6 - 1,7 g C/m²/a für die Nematoden des Brunnsees, was etwas höher als die Breitenbachproduktion war. Die Autoren ermittelten auch die Biomasse der Protozoen (ähnliche Größenordnung wie die des Meiozoobenthos) und die der Bakterien und des Makrozoobenthos, s.u. (beide Werte um etwa eine Größenordnung höher als die der Protozoen und des Meiozoobenthos, von dem die Nematoden den größten Anteil ausmachten).

Für Fließgewässer-Nematoden gibt es noch weniger Abschätzungen der Produktion. Über die Individuenzahlen geben Bergtold & Traunspurger 2006, in Eyualem-Abebe et al. 2006a eine Übersichtstabelle (in Individuen -10 cm²), siehe auch Sektion A, 4.3.3.7, S. 82. Eine gleichförmige Besiedlung nur der obersten 5 cm voraussetzend, wurden im Breitenbach im Mittel etwa 2560 Nematoden pro 10 cm² ermittelt (130 – 39370). In keiner der aufgenommenen Untersuchungen wurden ähnlich hohe Individuenzahlen gefunden. Die höchsten Werte berichteten Eisenmann et al. 1998 von der Necker (400 – 4100 Ind./10 cm²) und Jordan et al. 1999 vom Green River, Utah (12 – 3600 Ind./10 cm²), beide zitiert nach Traunspurger et al. 2006b. Beiden Probenstellen ist gemein, dass es sich - ebenso wie im Breitenbach - um vorwiegend sandige Sedimente handelte. Die Produktionsabschätzungen – sofern überhaupt ermittelt – waren in allen mir bekannten Arbeiten an Fließgewässersedimenten deutlich niedriger als die für die Nematoden des Breitenbaches ermittelten Werte, siehe Bergtold & Traunspurger 2006. Dass die Produktion der Nematoden des Breitenbaches im Vergleich dennoch nicht sehr hoch war, dürfte zum einen daran liegen, dass die hohen Abundanzen auch durch einen hohen Anteil Juveniler bedingt sind, die vermutlich in anderen Studien weniger vollständig erfasst wurden, zum anderen an der

niedrigen mittleren Temperatur des Breitenbaches in Verbindung mit niedrigem Nährstoffgehalt, welche eine relativ langsame Entwicklung bedingen werden.

6.3.6 Die trophische Rolle der Nematoden im Sediment

Die Haupt-Primärproduzenten kleiner Bäche wie des Breitenbaches sind Mikroorganismen, vorwiegend Bakterien; autochthone Produktion spielt nur eine untergeordnete Rolle (Marxsen 2006). Die photosynthetische Biomasseproduktion durch Periphyton und Makrophyten macht weniger als 10% der verfügbaren Energie aus, während über 90% allochthonen Quellen entstammt (Begon et al. 1990). Als allochthone Quelle wird vorwiegend der direkte Eintrag partikulärer organischer Substanz genannt (z.B. Brehm & Meijering 1982, Schwörbel 1987), erst in jüngerer Zeit ist als weiterer Quelle der Eintrag gelösten organischen Materials (Dissolved Organic Matter, DOM) als relevant für die Produktion erkannt worden (Fiebig 1992, 1995, 1997, Fiebig & Marxsen 1992, vgl. auch Pusch et al. 1998). Demzufolge sollte den Bakterienfressern (deposit feeders) unter den Nematoden eine Schlüsselrolle zukommen, andere Ernährungstypen wie Omnivore oder Räuber, die saugenden Formen, die Pflanzenzellen und Hyphen anstechen, sowie die die Oberfläche abweidenden Formen sollten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die Dominanz der "deposit feeder", die über den ganzen Bach gesehen 78% der Abundanz ausmachen, scheint dies zu bestätigen. Die frühere übliche Einordnung als Detritivor ist insofern irreführend, als Nematoden weniger den Detritus selbst als die ihn verwertenden Bakterien oder möglicherweise auch Exsudate und andere gelöste organische Substanz als Nahrungsquelle nutzen werden (z.B. Moens et al. 2004, Moens et al. 2006), worauf im folgenden näher eingegangen werden soll.

Die bakterielle Produktion im nährstoffarmen Breitenbach liegt bei etwa 200 g C/m²/a, (Marxsen 1996, Marxsen 2006), was etwa 71 % der gesamten heterotrophen Produktion des Breitenbaches ist. Im Vergleich zu anderen trophischen Gruppen ist die ermittelte bakterielle Produktion also hoch, was sich mit den Angaben für andere limnische Systeme nur teilweise deckt (vgl. Odum 1957, Kaplan & Bott 1983, Wetzel 2001, Marxsen 2006 und darin zitierte Literatur); zur Abschätzung der bakteriellen Produktion mit Hilfe von Leucin-Inkorporation siehe auch Buesing & Marxsen 2005.

Zu Beginn der Arbeit war angenommen worden, dass Nematoden ein wichtiges Glied in dem benthischen Nahrungsnetz sein könnten, da sie klein genug sind, um die vergleichsweise hohe bakterielle Produktion direkt nutzen zu können, und groß genug, um für höhere trophische Ebenen eine attraktive und abundante Nahrungsquelle darzustellen. Diese Hypothese konnte nicht bestätigt werden: Die ermittelte Jahresproduktion der Sediment-Nematoden des Breitenbaches war mit etwa 0,6 g C m² /a um den Faktor 333 niedriger als die hohe bakterielle Produktion des Breitenbaches. Auch im Vergleich zum Macrozoobenthos war die Produktion der Nematoden vernachlässigbar klein: Die berechnete Produktion von *Gammarus* im Breitenbach beträgt 20 g C/m²/a und die aller aquatischen Insekten zusammen liegt bei etwa 50 g C/m²/a (Marxsen 1988) und ist damit um zwei Größenordnungen höher als die der Nematoden. Die Angaben Packroffs zur Produktion der Ciliaten des Bachsedimentes

wurden unter Annahme einer 5 cm dicken besiedelten Schicht auf 6,5-15 g C m²/a umgerechnet (Packroff 1994, Packroff & Zwick 1998). Mit einer Produktion von 0,6 g C /m²/a (diese Arbeit) spielen die Nematoden demnach im trophischen Gefüge des Breitenbachsedimentes quantitativ nur eine untergeordnete Rolle.

Im Breitenbach lag die Biomasse der Bakterien um etwa 4 g C/m² (Marxsen 2006), woraus sich ein P/B -Wert von etwa 50 ergibt. Die Biomasse der Nematoden wurde mit etwa 0,055 g C/m² berechnet, was mit den Angaben bei Borchardt & Bott 1995 indirekt in Übereinstimmung zu bringen ist: Für die gesamte Meiofauna des White Clay Creek kann eine mittlere Biomasse von etwa 0,5 g C/m² angenommen werden (geschätzt von Marxsen 2006 aus Fig. 2 in Bott & Borchardt 1999), etwa 5% davon entfielen auf die Nematoden. Diese Angabe bezog sich nur auf die obersten 10 mm Sediment. Unter Berücksichtigung der in der Tiefe stark zurückgehenden Besiedlungsdichten schätzte Marxsen 2006 die Biomasse der gesamten Meiofauna für das ganze Sediment (d.h. 7 cm Tiefe, darunter keine nennenswerte Aktivität) auf etwa 1 g C /m²/a. Entfielen 5 % von diesem Wert auf die Nematoden, würde sich für die Nematoden des White Clay Creek eine Biomasse von 0,05 g C /m²/a ergeben, was mit dem für die Breitenbachnematoden ermittelten Biomassewert von 0,055 g C erstaunlich gut übereinstimmt, vgl. Marxsen 2006, der konstatierte, dass der White Clay Creek dem Breitenbach in mancher Hinsicht stark ähnele.

Darüberhinaus gibt es nur wenige Arbeiten, die den Beitrag verschiedener Organismengruppen zur Sekundärproduktion limnischer Systeme untersucht haben (von Mikroorganismen bis Metazoen). Die von Bergtold & Traunspurger 2005 mittels ¹⁴C-Thymidin-Inkorporation ermittelte bakterielle Produktion des Brunnsees betrug 50 g C/m²/a; als P/B-Wert wurde nur 17 ermittelt, d.h. ein großer Teil der bakteriellen Biomasse war dort vergleichsweise inaktiv. Die Produktion der Protozoen bewegte sich bei niedrigerer Biomasse, aber einem P/B-Wert von 201 in ähnlicher Größenordnung wie die der bakteriellen Produktion des Brunnsees. Für die gesamte Meiofauna wurde eine Produktion von 1,6 g C/m²/a angegeben, bei einem P/B-Verhältnis von 14. Dies stimmt in der Größenordnung mit den Befunden für die Nematoden des Breitenbaches überein. Die einzige weitere Untersuchung an einem See, bei der ebenfalls bakterielle und meiobenthische Produktion abgeschätzt wurde (aber nicht die der Protozoen) ist viel älter. Strayer & Linkens, 1986, zitiert in Bergtold & Traunspurger 2006 ermittelten für den Mirror-Lake 59% der Gesamtproduktion durch Bakterien, 13,7% für Makrozoobenthos, aber 27,3% für Meiobenthos, während im Brunnsee Bakterien und Protozoen zusammen 86% der Sekundärproduktion beisteuerten, Makrozoobenthos 11,7 und Meiozoobenthos nur 2,8% (Bergtold & Traunspurger 2005). Nach Hakenkamp et al. 2002, zitiert in Bergtold & Traunspurger 2006, steuere das Meiozoobenthos von Flüssen zwischen 0,7 und 52% der Gesamtsekundärproduktion bei. Die Daten des Breitenbachs liegen unterhalb des unteren Endes dieser (sehr weiten) Spanne: Die Nematoden als die abundanteste Gruppe des Meiozoobenthos steuerten weniger als 0,2% der Gesamtsekundärproduktion des Breitenbaches bei.

Das bedeutet jedoch nicht, dass Nematoden als Beute keine Rolle spielen können. Es ist gut möglich, dass Nematoden für bestimmte Organismen höherer trophische Ebenen eine essentielle Rolle spielen könnten, vielleicht auch nur für bestimmte Stadien derselben, wie

vielfach nachgewiesen in terrestrischen Ökosystemen. Z.B. kann das Vorhandensein oder Fehlen von Knospen oder Samen für ein Ökosystem entscheidend sein, auch wenn die Biomasse derselben nur einen kleinen Bruchteil der Gesamtproduktion ausmachen und quantitativ völlig unerheblich sind (Remmert 1989). Ebenso könnten Nematoden als konzentrierte und energiereiche Nahrungsquelle für bestimmte Stadien anderer Organismen unverzichtbar sein. Zukünftige Forschung wird darauf vermutlich bald eine Antwort geben können.

6.3.6.1 Strategien bakterienfressender Nematoden

Die bakterielle Biomasse lag im Mittel im Breitenbach bei 4 g C/m², die der Nematoden bei 0,055 g C/m², also nur um den Faktor 73 niedriger als die bakterielle Biomasse. Zwar ist die bakterielle Produktion so hoch, dass ein "grazing" durch Nematoden auf die bakterielle Biomasse keinen wesentlichen Effekt haben dürfte. Umgekehrt sind Protozoen und Nematoden anscheinend deutlich an die mikrobiologische Produktion gekoppelt (Bottom-up Regulation), vgl. Bergtold & Traunspurger, 2004, Bergtold & Traunspurger 2005. Das verwundert nicht, wenn man sich verdeutlicht, auf welche große Fläche die bakteriellen Biomassen sich verteilen. Gerade die feinen Sedimente des Breitenbaches, bei denen mehr als die Hälfte aller mineralischen Partikel einen Durchmesser von weniger als 0,005 mm haben, können eine innere Oberfläche von größenordnungsmäßig 0,1 - 1 m² pro ml Sediment haben, dies gilt umso mehr für schlammige Sedimente. Ein bakterienfressender Nematode könnte in einem Jahr nur einen Bruchteil diese Fläche abgrasen. Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass das feine Lückensystem den Nematoden auch nicht Zugang zu allen Teilen gewährt, d.h., von der inneren Oberfläche wird nur ein vergleichsweise kleiner Teil für Nematoden verfügbar sein. Vor dem Hintergrund scheint es geradezu notwendig, dass Nematoden einerseits in der Lage sein müssen, gezielt "hot spots" mit erhöhter Bakterienbiomasse anzusteuern, andererseits solche "hot spots" selbst zu erzeugen. Es gibt zahlreiche, teilweise recht alte Hinweise darauf, dass beide Mechanismen eine Rolle spielen. Hirschmann 1952 wies mit Köderversuchen nach, dass rhabditide Nematoden Bereiche erhöhter bakterieller Produktion in Sedimenten aus größerer Entfernung aufsuchen können. Schulz 1935 diskutierte bereits vor über 70 Jahren eine hemisessile bzw. haptische Lebensweise der Nematoden, die nichts von ihrer Aktualität verloren hat. Riemann 1974 und Riemann & Schrage 1978 beobachteten Verhaltensweise von Nematoden, mit denen sie Ansammlung von Detritus erzeugen, in denen sie sich aufhalten. Dies wird mittlerweile als die Bildung von Mucus-Inkubatoren interpretiert, in denen die Nematoden ihre eigenen Bakterien in unmittelbarer räumlicher Nähe ziehen (Jensen 1996, Riemann & Helmke 2002, Moens et al. 2005), mehr dazu im nächsten Absatz. Möglicherweise sind diese Strategien sogar essentielle Voraussetzungen für eine erfolgreiche Besiedlung sandiger Sedimente wie die des Breitenbaches, die auch schon als Nährstoffwüsten bezeichnet worden sind (Marxsen, pers. Mittlg.) Vor dem Hintergrund scheint die Möglichkeit naheliegend, dass auch limnische Nematoden gelöstes organisches Material direkt verwerten könnten, (vgl. z.B. Moens et al. 1999, Hoess et al. 2001), s.u..

Traunspurger et al. 1997 wiesen in Mikrokosmenexperimenten dagegen nach, dass die bakterielle Produktion durch die Präsenz bakterienfressender Nematoden nicht reduziert, sondern gefördert wurde. Dies kann durch einfache Stimulation des Wachstums durch grazing verursacht sein.

Ein weiterer und möglicherweise noch wichtigerer Aspekt ist die potentielle Exoenzymproduktion von Nematoden, von denen nicht nur die Nematoden selbst, sondern auch andere Biota profitieren könnte. Nematoden gehören zu den wenigen Metazoen, die Zellulase produzieren können. Smant et al. 1998 wiesen nicht nur nach, dass die fragliche β 1,4-Endoglucanase definitiv in den subventralen Oesophagus-Drüsen gebildet wird, sondern auch, dass die verantwortlichen Gene dem Nematodengenom angehören und nicht, wie zuvor postuliert, symbiotischen Mikroorganismen. Dieser genetische Nachweis gelang bei Pflanzenparasiten. Allerdings ist auch von freilebenden (marinen) Nematoden, den Oncholaimida, die autogene Bildung von β -Glucosidase nachgewiesen, welche von Bakterien im allgemeinen nicht gebildet wird (Riemann & Helmke 2002). Zellulasen stehen wegen ihrer Bedeutung für energetisch hochwertige, aber schwer aufschließbare (da β -glykosidisch gebundene) Kohlenstoffquellen wie Hemicellulosen und Cellulose, aber auch Chitin, ohnehin im Mittelpunkt des Interesses (zum Nachweis von β -D-Glucosidase als Exoenzym im Breitenbach siehe Hendel 1999, Hendel & Marxsen 1997, 2000).

Weiterhin produzieren viele als "deposit feeder" eingestufte Nematoden, darunter nicht zuletzt die Monhysteriden, mit Hilfe von Schleimsekretion und Bewegungen größere zusammenhängende Mukus-Detritusgebilde, teilweise als unregelmäßige Röhren oder Klumpen, in denen die Nematoden sich aufhalten bzw. die sie regelmäßig wieder aufzusuchen scheinen. In Kombination mit der autogenen Bildung von β -Glucosidase könnte die Mukus-Röhre als Reaktorgefäß interpretiert werden, das von Bakterien bevorzugt besiedelt wird. Nach dieser Hypothese profitieren die Bakterien von den lokal erhöhten β -Glucosidase-Konzentrationen, welche ihnen die Nutzung von Zellulose, einer ansonsten verschlossenen Energiequelle, erlauben. Andererseits werden beim mikrobiellen Abbau von Proteinen des Detritus Aminosäuren freigesetzt, die für Nematoden essentiell sind, da deren Darm keine proteolytischen Enzyme bilden kann (Riemann & Helmke 2002). Die Autoren prägten für dieses System gegenseitigen Kommensalismus den Begriff "enzyme-sharing". Innerhalb der als Reaktorgefäß postulierten Mukus-Röhren sollten hohe Enzym- und Polysaccharidkonzentrationen aufrechterhalten werden können, die ihrerseits möglicherweise sogar direkt durch den Nematoden, nicht erst über den Umweg bakterieller Biomasse, genutzt werden können (Riemann & Helmke 2002, Moens et al. 2005), s. nächsten Abschnitt.

Der experimentelle Nachweis der Produktion von β -Glucosidase gelang bislang nur an pflanzenparasitischen oder marinen Nematoden. Die hemisessile Lebensweise und Aggregation schleimgebundener Detritusklumpen durch Nematoden ist dagegen ein allgemeines Merkmal limnischer Nematoden und war auch bei Breitenbachnematoden im Rahmen dieser Arbeit regelmäßig zu beobachten. Dies weist zumindest auf ein Potential komplexer Interaktionen zwischen Nematoden und anderen Lebensformen auch in anderen detritus-dominierten benthischen Systemen wie den hier untersuchten hin. Hendel 1999 nutzte das fluorogene Modellsubstrat Methylumbelliferyl- β -D-glucosid, um auch niedrige β -D-Glucosidase - Aktivitäten im Breitenbach messen zu können (Hendel 1999, Hendel &

Marxsen 1997, 2000). Möglicherweise ist zumindest ein Teil der im Breitenbach nachgewiesenen Exoenzym-Aktivitäten – insbesondere der β -D-Glucosidase – gar nicht den Bakterien, sondern den Nematoden zuzuschreiben.

6.3.6.2 Direkte Nutzung von gelöstem organischen Material durch Nematoden

Sowohl für *Caenorhabditis elegans* als auch für einzelne marine Nematoden konnte nachgewiesen werden, dass sie die allochtone Kohlenstoffquelle des DOM nicht nur indirekt über die Bakterien, sondern auch direkt nutzen können. Nur in wenigen Arbeiten gelang es bisher, zwischen der Aufnahme von Bakterien oder von gelöster organischer Substanz zu differenzieren. Mit ^{14}C -markierten Bakterien und gelösten organischen Materialien konnten Moens et al. 1999 allerdings nachweisen, dass *Adoncholaimus fuscus* signifikante Kohlenstoffmengen in gelöster Form aufnahm, während Bakterien nicht nennenswert zur Kohlenstoffaufnahme beitrugen (Moens et al. 1999). Auch bei nicht-marinen freilebenden bakterienfressenden Nematoden gibt es Hinweise darauf, dass die Verfügbarkeit von DOM ihr Wachstum und Reproduktion erhöht (Traunspurger, pers. Mittlg.) Die Ergebnisse dieser Versuche sind zwar vorsichtig zu interpretieren, da ein indirekter Einfluss des DOM über das Wachstum der Bakterien hier nicht eindeutig von der direkten Aufnahme differenziert werden konnte. *Caenorhabditis elegans* kann allerdings unter axenischen Kulturbedingungen gehalten werden, also ganz ohne Bakterien, auch wenn seine Wachstumsraten dann geringer sind als mit Bakterien (Johnson et al. 1985, zitiert in Moens et al. 2006), was ebenfalls auf direkte Aufnahme von gelöstem organischem Kohlenstoff hinweist. Es ist fraglich, ob die im Breitenbach gemessenen DOM Konzentrationen in bachnahe Grundwasser von in situ 8,4-9,3 mg DOC /L, wie sie Fiebig 1997) im Breitenbach nachwies, hoch genug sind, um von Nematoden direkt als Energie- und Kohlenstoffquelle genutzt werden zu können. Allerdings sind dies gemessene Konzentrationen eines aus Nematoden-Perspektive großen Wasservolumens. Biofilme, wie sie von Bakterien und Mikroalgen gebildet werden, produzieren erhebliche Mengen labiler Exopolysaccharide (Moens et al. 2004), die lokal erheblich höhere Konzentrationen als die mittleren von Fiebig gemessenen bilden sollten und daher möglicherweise doch eine für Nematoden gut nutzbare Energiequelle darstellen könnten (Decho & Lopez, 1992, zitiert in Moens et al. 2004). In Kombination mit dem oben erläuterten "enzyme sharing" - Konzept weisen viele Indizien darauf hin, dass DOM lokal hohe Konzentrationen erreichen kann und zur Ernährung bestimmter Nematoden beitragen könnte. In welchem Umfang und ob dies in Habitaten wie dem Breitenbach eine relevante Größenordnung hat, bleibt allerdings zu prüfen. Der direkte Nachweis einer unmittelbaren Nutzung dieser Ressource in limnischen Systemen steht noch aus. Vor dem Hintergrund der Befunde zum Kohlenstoffhaushalt des Breitenbaches wird die Nutzung dieser Ressource jedoch noch wahrscheinlicher: Etwa 0,42 kg C/m²/a allochtones partikuläres Material wurden im Jahresmittel eingetragen, (Marxsen et al. 1997, Marxsen 2006), jedoch 1,02 kg C/m²/a als gelöstes organischen Material, also mehr als das doppelte (Fiebig 1995, Marxsen et al. 1997, Marxsen 2006). In Verbindung mit der Eigenschaft der Biofilme im Sediment, einströmendes gelöstes Material sehr schnell und effektiv festzulegen (Fiebig 1997) wäre es zumindest

vorteilhaft für Nematoden, wenn sie diese Energiequelle auch direkt und nicht nur über den Umweg der bakteriellen Produktion nutzen könnten.

6.3.6.3 *Carnivore und Omnivore*

Die andere große Gruppe der Nematoden umfasst Carnivore oder Omnivore, wobei die Grenzen fließend sind und im folgenden der Begriff omnivor für alle Nematoden verwendet wird, die sich von anderen Metazoen ernähren (vgl. Traunspurger 1985, 1997a). Ihre Beute umfasst andere verzweigte Metazoen des Mesopsammon wie Rotatorien und Tardigraden, Einzeller wie Ciliaten und vielleicht auch Flagellaten, vor allem aber andere Nematoden (der größte Feind des Nematoden ist der Nematode). Prejs 1993 beobachtete, dass *Anatonchus dolichurus* nicht nur andere Nematoda, sondern auch kleine Oligochaeten (insbes. Enchytraeidae) und sogar Chironomiden-Larven erbeutete.

6.3.6.4 *Nematoden als Beutetiere*

Auch wenn wie oben erwähnt der quantitative Beitrag der Nematoden zur Ernährung höherer trophischer Ebenen eher gering ist, seien einzelne Aspekte der Interaktionen zwischen Nematoden und andern Organismen kurz diskutiert. Sporadische Beobachtungen im Verlauf dieser Arbeit zeigten Nematoden als Beute von kleinen Plecopterenlarven, Chironomidenlarven, Copepoden und überraschenderweise sogar Ciliaten (siehe Foto 1), die ihrerseits häufig Beute größerer omnivorer Nematoden wie *Tobrilus* s.l. waren (siehe Foto 2). Vor allem fanden sich im Darm großer omnivorer Arten wie *Mononchus* oder *Tripyla* ganze Nematoden - meist kleine Monhysteriden oder Tylenchiden. Bei den Dorylaimiden ist die Frage der Nahrungsquelle nur durch direkte Beobachtung zu klären, da diese die Beute anstechen und aussaugen, so dass keine erkennbaren Strukturen aufgenommener Nahrung in ihrem Darm zu erkennen sind.

Auch das Verhältnis zwischen Pilzen und Nematoden ist bidirektional. Zwar wird der Anteil von potentiell pilzfressenden Nematoden den nematodenfressenden Pilze generell und insbesondere im untersuchten Habitat deutlich überwiegen, schließlich werden große Teile der Tylenchina als pilzfressend eingestuft, wenn auch experimentelle Verifizierung dieser generellen Annahme abzuwarten bleibt. Möglicherweise nutzen viele der als pilzfressend eingestuften Nematoden ("hyphal feeders") unterschiedslos auch Wurzel(haar)zellen; der Prozess des Anstechens und Aussaugens ist der gleiche. Nur ein Fall eines echten nematodenfangenden Pilzes wurde direkt im Material beobachtet, allerdings etliche Nematodenindividuen, aus deren Körperöffnungen wie Anus, Vulva oder auch Ampidenöffnungen Hyphen herauswuchsen. Pilzwachstum in noch lebenden Nematoden beobachtete auch z.B. Meyl 1961. Ob die Beteiligung von Pilzen beim Abbau abgestorbener Nematodenbiomasse quantitativ eine Rolle spielt, ist anhand der sporadischen Beobachtungen dieser Arbeit nicht zu beurteilen, die Möglichkeit sollte jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Schließlich ist auch das Verhältnis zwischen Bakterien und Nematoden nicht unidirektional. Die in dieser Arbeit als "deposit feeder" eingestuften Arten werden den überwiegenden Anteil ihrer Energie aus mikrobieller Biomasse beziehen; alle Monhysteriden und Alaimiden gelten als Bakterienfresser. Allerdings wurden regelmäßig auch von Bakterien um- und durchwachsene Individuen beobachtet. Dabei wird es sich oft um den Abbau abgestorbener Nematodenbiomasse handeln. Allerdings wurden mehrfach noch lebende, wenn auch wenig vitale Individuen beobachtet, deren Leibeshöhle durch Bakterien erfüllt war, zum Beispiel um den Pharynx herum oder auch zwischen Körperwand und Darm. Auch eine sichtbare äußere Besiedlung der Kutikula durch Bakterien wurde beobachtet, der Übergang zwischen Kommensalismus und Parasitismus scheint hier fließend zu sein.

Wenn man noch die Interaktionen zwischen Wasserinsekten und Mermithiden in die Überlegungen einschließt, wird überdeutlich, dass das Nahrungsnetz, in das die Nematoden integriert sind, weniger unidirektionale als bidirektionale Verknüpfungen hat. Ciliaten erbeuten Nematoden und umgekehrt, Nematoden ernähren sich von Bakterien und werden von ihnen befallen, stechen Pilzhyphe an und werden von Pilzen gefangen oder befallen. Außer bei den Diatomeen gibt es keine Verbindung, bei der immer eine Seite Räuber und die andere Beute wäre, auch wenn vermutlich meist eine Richtung überwiegt.

Bergtold et al. 2005 untersuchten in einem Mikrokosmos-Experiment die Konkurrenz zwischen zwei Bakterienfressern verschiedener Tierklassen, *Cyclidium glaucoma* (Ciliata) und *Caenorhabditis elegans* (Nematoda). Die Tests wurden parallel auf Agarmedium, in sandigen und in schlammigen Sedimenten angesetzt, um den Effekt verschiedener Substrate zu untersuchen. Generell war die Abundanz der Nematoden bei Präsenz der Ciliaten deutlich reduziert, insbesondere in den naturferneren Substraten. In schlammigem Substrat war der Effekt weniger deutlich und die Gesamtabundanzen von Bakterien, Ciliaten und Nematoden höher, weiterhin waren die Exoenzymkonzentrationen dort am höchsten (Bergtold et al. 2005).

Zur Untersuchung der Konkurrenz zwischen verschiedene Nematodenarten bei limitierten Ressourcen führten Michiels & Traunspurger 2005a Mikrokosmentests über 2 Jahre durch. Sie beobachteten eine Verringerung der Diversität und Verarmung natürlicher Nematoden-Lebensgemeinschaften bei schlechter Nährstoffversorgung bei Dominanz einer einzelnen Art (*E. pseudobulbosa*), während bei leicht angereicherten Mikrokosmen die Dominanz mehr variierte und die Diversität höher war. Sie konstatierten, dass Tilman's (1976) Hypothese, dass bei niedriger Nährstoffversorgung die konkurrenzkräftigste Art das System dominiere, bei ihren untersuchten Systemen anwendbar gewesen sei (Tilman 1976, zitiert in Michiels & Traunspurger 2005a). Wenn man den Breitenbach als ein Ökosystem mit generell limitierter Nährstoffversorgung ansieht, dann sollte hier die dominante Art *E. breitenbachi* die konkurrenzkräftigste gewesen sein, gerade unter Bedingungen niedriger Schüttung vor dem Hochwasser, wo die Sedimente relativ statisch waren, kaum Erneuerung stattfand und abnehmende mikrobielle Aktivität beobachtet wurde. *E. breitenbachi* steuerte in dieser Periode einen erheblichen Anteil der Biomasse bei. Nach dem Winterhochwasser war diese Dominanz durchbrochen und bis zum Ende der Untersuchungsperiode blieb die Art zwar weiterhin die individuenreichste, hinsichtlich der Biomasse jedoch mehr im

Hintergrund. Dies kann als Hinweis darauf angesehen werden, dass Tilman's (1976) Feststellung auch in einem ganzen Ökosystem wie dem Breitenbach gelten könnte.

Die Effekte von Räubern anderer Organismengruppen auf Nematodenpopulationen sind mittlerweile in einigen Arbeiten untersucht worden. Die Quantifizierung dieser trophischen Beziehungen ist derzeit nicht möglich, auch wenn in den letzten Jahren einige autökologische Arbeiten publiziert worden sind. Die Wirkung räuberischer Copepoden auf infektiöse Stadien (L2) von Mermithiden wurde von Achinelly et al. 2003 untersucht. Diese Art infiziert Mosquitos und wird daher zur Kontrolle derselben eingesetzt, insbesondere in temporären Tümpeln Argentinien, in denen das trophische Gefüge stark reduziert ist und die 5 untersuchten Copepoden-Arten (vier Cyclopoiden, eine Calanoiden-Art) zu den häufigsten Metazoen gehören. Im Labor wurde die prädatorische Kapazität ermittelt und die Ergebnisse mit den im Freiland beobachteten Abundanzen in Verbindung gebracht. Die Autoren kamen zu dem Schluss, dass die Copepoden einen erheblichen Einfluss auf die Anzahl der Mermithidenlarven haben und die Abundanz der Räuber bei der Planung der Maßnahmen zur Bekämpfung von Räubern berücksichtigt werden muss. Die Zielrichtung der Arbeit war von der vorliegenden sehr verschieden, die untersuchten Habitate stellen einen Sonderfall dar, das untersuchte Räuber-Beute-System ist nicht unbedingt mit diverseren Ökosystemen vergleichbar, aber gerade die geringe Komplexität des Systems erlaubte die klaren Beobachtungen, wonach auch in aquatischen Systemen Nematoden nicht nur Beifang, sondern auch eine Hauptnahrungsquelle für andere Prädatoren darstellen können und sogar eine "top-down" Regulierung möglich zu sein scheint. In den Breitenbachproben waren Copepoden ein häufiger Beifang; der in der vorliegenden Arbeit allerdings nicht quantifiziert wurde. Es ist jedoch davon auszugehen, dass auch freilebende Nematoden des Breitenbaches zur Beute von Copepoden werden, auch wenn eine direkte Interaktion nicht beobachtet wurde.

Traunspurger et al. 2006a beobachten in einer Mikrokosmenstudie mit Sediment des Starnberger Sees, in der Chironomiden und/oder Copepoden dem Sediment entzogen wurden, dass Nematoden-, Copepoden- und Chironomidenabundanzen positiv miteinander korreliert waren. Nach diesen Befunden aus Mikrokosmen-Experimenten war Prädation nicht der dominierende Mechanismus. Vielmehr schien die Aktivität der Meiofauna die kleineren untersuchten Nematodenarten, *Ethmolaimus pratensis* und *Eumonhystera filiformis*, in den Mikrokosmen zu fördern.

Hohberg & Traunspurger 2005 untersuchten experimentell die Interaktionen zwischen Boden-Tardigraden und Nematoden. Danach sind Tardigraden der Art *Macrobiotus richtersi* (Tardigrada, Macrobiotidae) in der Lage, sich von Nematoden (*Pelodera teres*, Rhabditidae oder *Acrobeloides nanus*, Cephalobidae) zu ernähren. Der Effekt der Biomasse der Beute (22-80 ng) und der Art des Substrats (Agar, Sand verschiedener Körnungen) auf die Beuteraten wurden ebenfalls untersucht und sogar Abwehrreaktionen der Beute beobachtet und quantifiziert. Die Autoren wiesen allerdings ausdrücklich darauf hin, dass von diesem einen Räuber-Beutesystem nicht auf andere geschlossen werden dürfe (Hohberg & Traunspurger 2005). Im Breitenbach wurden Tardigraden nicht allzu häufig, aber regelmäßig gefunden, in der vorliegenden Studie insgesamt etwa 250 Individuen, also weniger als 1% der Nematodenabundanzen. In der vergleichenden Untersuchung der Meiofauna zweier

submontaner Bäche (Beier & Traunspurger 2003c) waren Tardigraden zu verschiedenen Jahreszeiten häufig; sie stellten in der Körsch 3,4% der gesamten Meiofauna, im Krähenbach sogar 15,9%. Die absoluten Tardigradenabundanzen waren jedoch im Krähenbach nur ein Drittel der in der Körsch gefundenen Abundanzen, der generell um eine Größenordnung dichtere Meiobenthosbesiedlung aufwies als der Krähenbach. Im Breitenbach waren absolute wie relative Abundanzen der Tardigraden im untersuchten Zeitraum niedrig, mit einem nennenswerten Einfluss dieser Räuber auf die Nematoden des Breitenbaches ist daher nicht zu rechnen. Im übrigen können Tardigraden vermutlich auch zur Beute großer omnivorer Nematoden werden.

Auch Turbellarien kommen als Prädatoren von Nematoden in Frage, (Sayre & Powers 1966, Beier et al. 2004). In der Arbeit letzterer wurde die Aufnahme von Nematoden durch *Dugesia gonocephala* zwar nachgewiesen, die Aktivität des Räubers hatte jedoch keine erkennbare Auswirkung auf die Population der Nematoden.

So sind die Nematoden in vielfältiger Weise in das komplexe Gefüge aquatischer Sedimente eingebunden. Es beginnt sich abzuzeichnen, in welcher Weise abiotische Parameter die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft beeinflussen und wie die Nematoden mit anderer Biota interagieren. Die vorliegende Arbeit sollte zur Aufklärung dieser Zusammenhänge mittels Freilanddaten beitragen. Die Einzelheiten der zugrundeliegenden Prozesse und Mechanismen werden jedoch nur durch weitere autökologische Arbeiten ermittelt werden können.

7 Zusammenfassung

Die Nematodenfauna des Breitenbaches, eines osthessischen Mittelgebirgsbaches 1. Ordnung, wurde in den Jahren 1992-1995 untersucht. Ziel der Arbeit war, das Artinventar zu ermitteln, die Nematodenabundanzen quantitativ zu erfassen und die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft und ihre Fluktuation in Zeit und Raum in Abhängigkeit von ausgewählten abiotischen Parametern zu untersuchen. Weiterhin sollte die Biomasse bestimmt, die Generationszeiten verschiedener Taxa ermittelt und darauf basierend die Produktion abgeschätzt werden, um diese abschließend mit den Biomasse- und Produktionsdaten anderer Organismengruppen im Breitenbach sowie anderer Untersuchungen limnischer Nematoden in Beziehung setzen zu können.

Das untersuchte Sediment war generell sandig bis kiesig, der Anteil organischer Substanz variierte zwischen 0,27 und 6,7% des Frischgewichtes und die Wasserschüttung des Breitenbaches schwankte im Untersuchungszeitraum zwischen 2 und 386 L/Sekunde.

Bei allen geprüften Extraktionsverfahren war die Menge feinpartikulärer organischer Substanz (Detritus) problematisch, welche mitextrahiert wurde. Das für die Breitenbachsedimente geeignetste Verfahren war ein Flotations-Zentrifugationsverfahren mit Ludox als Extraktionsmedium. Wurde Magnesiumsulfatlösung als Extraktionsmedium verwendet, wurde nur ein Drittel bis die Hälfte der mit Ludox® ermittelten Anzahlen erfasst. Mit Ludox® als Extraktionsmedium wurden einige Proben auch wiederholt extrahiert. Bei einem Durchgang wurden nur zwischen 48% und 82% der mit vier Durchgängen zu gewinnenden Individuenzahlen erfasst, d.h. auch das verwendete Verfahren mit Ludox® als Extraktionsmittel ist nicht als quantitativ im strengen Sinne zu bezeichnen.

Die Mehrheit der adulten Monhysteriden war mit den publizierten Bestimmungsschlüsseln nicht bestimmbar. Die dominante Art war eine bislang unbeschriebene Art, *Eumonhystera breitenbachi* n. sp. Auch bei Individuen, die offensichtlich beschriebenen Arten angehören, war die Bestimmung mühsam, unter anderem weil die verwendeten Bestimmungsschlüssel nicht immer in sich nicht schlüssig sind und weil die verschiedenen Schlüssel sich teilweise widersprechen. Um die Bestimmung effektiver und nachvollziehbarer zu gestalten, wurde ein elektronischer polytomer Bestimmungsschlüssel in Form eines Excel-Makros programmiert, der mit dem Digitalisierbrett und Mikroskop verbunden einen sofortigen Vergleich gemessener morphometrischer Parameter mit Literaturdaten übernahm. In einem zweiten Schritt wurde er um ein Index-System erweitert, in dem unimodale Verteilung der bestimmungsrelevanten Merkmale angenommen wurde, und mit dessen Funktionalität auch eine automatisierte Nachbestimmung ganzer Datensätze möglich war.

Der Breitenbach weist eine artenreiche Nematodengemeinschaft auf. Von insgesamt 241 nachgewiesenen Arten waren jedoch nur 53 ganz oder überwiegend limnisch, weitere 98 Arten gelten als amphibisch, die restlichen 90 Arten werden als terrestrisch eingestuft. Die bestandsbildenden und stetigen waren jedoch generell aquatische Arten. Im Mittel wurden 51 Individuen pro Milliliter Sediment erfasst (3 – 787 Ind./ml), was einer mittleren

Besiedlungsdichte von etwa $2,55 \cdot 10^6/\text{m}^2$ entspricht. Die Abundanzen variierten von Probe zu Probe teilweise um mehr als eine Größenordnung. Deutliche jahreszeitliche Besiedlungsmaxima konnten nicht beobachtet werden, dagegen konsistente Unterschiede zwischen den drei Probenstellen längs des Baches. Abundanzdaten in Raum und Zeit werden zusammenfassend tabellarisch und für die wichtigeren Taxa auch graphisch dargestellt.

Ein winterliches Hochwasserereignis hatte nur im Unterlauf einen deutlichen Effekt auf die Gesamtabundanz. Auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft hatte das Hochwasser dagegen an allen Probenstellen Auswirkungen, insbesondere in Form von deutlichen Rückgängen der Anteile der Monhysteriden und erhöhten relativen Anteilen großer Triplonchida und Enoplida. Diese Änderungen koinzidierten teilweise mit Änderungen der abiotischen Sedimentparameter.

Mit Hilfe von Ordinationsanalysen konnten Muster in der Nematodenbesiedlung zusammenfassend dargestellt und quantifiziert werden. Bei indirekten Analysen wurden zwischen 34 und 60% der Varianz in den ersten vier Achsen erfasst. Bei Beschränkung auf die gemessenen Sedimentparameter als erklärende Umweltvariablen (direkte, eingeschränkte Analysen) wurden noch zwischen 17 und 30% der Gesamtvarianz als Art-Umwelt-Interaktion erfasst und in das jeweilige Modell integriert, während zwischen 29 und 41% der Varianz auf die Kovariable Probenahmeterrain entfiel. Die teilweise hochsignifikanten Ergebnisse zeigten, dass es weitere unbekannte Umweltvariablen geben muss, die die Zusammensetzung der Nematodenfauna deutlich beeinflusst haben, jedoch nicht gemessen wurden. Von den gemessenen Umweltvariablen war die Korngröße am stärksten mit latenten Variablen korreliert, gefolgt von Wassergehalt und organischem Gehalt der Sedimente. Auch die Menge sehr feiner mineralischer Partikel (unter $5 \mu\text{m}$) oder die mikrobiologische Aktivität der Sedimente hatte einen Einfluss auf die Nematodenbesiedlung, jedoch weniger eng als erwartet.

Bakterienfressende Arten mit einem mehr r-strategischen Lebensstyp dominierten im Breitenbach zahlenmäßig, hinsichtlich der Biomasse hatten dagegen größere und eher K-strategische Arten eine größere Bedeutung. Die Generationszeiten – teilweise direkt beobachtet, meist jedoch allometrisch berechnet – schwankten zwischen 23 und 365 Tagen, was 1 – 17 Generationen pro Jahr entspricht. Der obere Wert dieser Spanne ist jedoch mit erheblichen Unsicherheiten behaftet und nicht gut begründet. Die mittlere Biomasse betrug etwa 0,45 g Frischgewicht pro Quadratmeter, die Produktion etwa 0,6 g Kohlenstoff pro Quadratmeter und Jahr.

Nematoden legen bakterielle Biomasse in ihren Körpern fest, und es war daher angenommen worden, dass sie ebenso wie in marinen meiobenthischen Lebensgemeinschaften ein wichtiges Bindeglied zwischen der bakteriellen Produktion und höheren trophischen Ebenen darstellen könnten. Die Biomasse- und Produktionsdaten der Nematoden belegten jedoch, dass dieser Weg im Sediment des Breitenbachs quantitativ keine bedeutende Rolle gespielt haben konnte. Dazu waren die ermittelten Biomasse- und Produktionswerte der Nematoden zu niedrig, insbesondere im Vergleich mit der bakteriellen Produktion oder der Produktion des Makrozoobenthos des Breitenbaches, welche beide um Größenordnungen höher waren als die der Nematoden.

Andere mögliche Rollen der Nematoden als Erzeuger kleinräumiger "hot-spots" mit erhöhter bakterieller Produktion sowie als Produzenten seltener Exoenzyme werden diskutiert, es war jedoch nicht Ziel der vorliegenden Arbeit, diese Hypothesen zu prüfen. Die Arbeit gab jedoch Hinweise darauf, dass die Verbindungen des trophischen Netzes von und zu den Nematoden in der Regel nicht unidirektional zu sein scheinen. Als ein Beispiel: Nematoden können Ciliaten erbeuten, aber auch Beute von Ciliaten werden. Diese Bidirektionalität scheint nicht die Ausnahme, sondern die Regel zu sein und für die Mehrheit der Interaktionen zwischen Nematoden und anderen Organismenotypen zu gelten.

8 Literaturverzeichnis

- Abebe-Eyualem & Coomans, A. (1996) Aquatic nematodes from Ethiopia, 6. The genera *Chronogaster* Cobb, 1913, *Plectus* Bastian, 1865 and *Prismatolaimus* de Man, 1880 with descriptions of *Chronogaster ethiopica* n-sp and *Chronogaster getachewi* n-sp (Chromadorida, Nematoda). *Hydrobiologia* 332, pp. 41-61
- Abebe-Eyualem & Coomans, A. (1997) Aquatic nematodes from Ethiopia-IX - one new and 3 known species of Dorylaimidae, *Mononchus-truncatus* Bastian, 1865, and *Diploscapter coronatus* (Cobb, 1893) Cobb, 1913 (Nematoda). *Hydrobiologia* 353, pp. 121-138
(weitere Zitate des Autoren unter "Eyualem-Abebe")
- Achinelly, M.F., Micieli M.V. & García J.J. (2003) Pre-parasitic juveniles of *Strelovimermis spiculatus* Poinar & Camino, 1986 (Nematoda: Mermithidae) predated upon by freshwater copepods (Crustacea, Copepoda). *Nematology* 5, 885-888.
- Alekseyev, V.M. & Dolgova, O.V. (1993) Description of *Prodorylaimus magnus* sp. n. (Nematoda, Dorylaimidae) from Lake Khanka. *Zoologicheskii Zhurnal* 72, (3) pp. 144-147
- Aleshin, V.V., Kedrova, O.S., Milyutina, I.A., Vladychenskaya, N.S. & Petrov, N.B. (1998a) Secondary structure of some elements of 18s ribosomal-rna suggests that strongylid and a part of rhabditid nematodes are monophyletic. *FEBS Letters* 429, 4-8.
- Aleshin, V.V., Milyutina, I.A., Kedrova O.S., Vladychenskaya, N.S. & Petrov, N.B. (1998b) Phylogeny of Nematoda and Cephalorhyncha derived from 18s rdna. *J Mol Evol* 47, 597-605.
- Allen, N.W. & Noffsinger, E.M. (1968) Revision of the Genus *Anaplectus* (Nematoda, Plectidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 35, pp. 77-91
- Alphei, J. (1995) Die freilebenden Nematoden von Buchenwäldern mit unterschiedlicher Humusform: Struktur der Gemeinschaften und Funktion in der Rhizosphäre der

- Krautvegetation. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme*, Reihe A, Band 125, 1-165
- Alphei J. (1998) Differences in soil nematode community structure of beech forests - comparison between a mull and a moder soil. *Applied Soil Ecology* 9, 9-15.
- Anderson, R.V. (1969) Comparative morphology and descriptions of three new species of *Teratocephalus* from Canada. *Canadian Journal of Zoology* 47, pp. 829-840
- Anderson, R.V. (1992) Free-Living Nematode Associations in Pool-19, Mississippi River. *Journal of Freshwater Ecology* 7, 243-250.
- Andrássy, I. (1956) Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Hungarica* 2, 1-15.
- Andrássy, I. (1957) Über die Gattung *Chronogaster* Cobb, 1913 (Nematoda : Plectidae). *Annls Univ Scient Bpest Rolando Etövös* 1, pp. 3-12
- Andrássy, I. (1958) Über das System der Mononchiden (Mononchidae Chitwood, 1937, Nematoda). *Annales histrical Natural Museo national Hungary*, (9) pp. 150-171
- Andrássy I. (1960) Nematoden aus dem Periphyton der Landungsmolen der Donau zwischen Budapest und Mohács. *Annales Universitas Scientes Budapest, Section Biology* 3, 3-21.
- Andrássy, I. (1961) Neue und seltene Arten der Familie Alaimidae (Nematoda). *Acta Zoologica Hungarica* 7, pp. 1-18
- Andrássy, I. (1964) Nematoden aus dem Ufergrundwasser der Donau von Bratislava bis Budapest (Danubialia Hungarica, 17). *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)* 27, pp. 91-117
- Andrássy, I. (1969) Taxonomische Übersicht der Familien Prodorylaimidae n. fam. und Dorylaimidae de Man, 1876. *Opuscula Zoologica Budapest* 9, pp. 187-233
- Andrássy, I. (1977) Die Gattung *Amphidelus* Thorne, 1939, *Paramphidelus* n.gen. und *Etamphidelus* n.gen. (Nematoda : Alaimidae). *Opuscula Zoologica Budapest* 14, pp. 3-43
- Andrássy, I. (1978) Nematoda. In *Limnofauna Europaea*, 2.Aufl. Edited by Illies J. G.-Fischer-Vlg., Stuttgart.
- Andrássy, I. (1979a) Revision of the Subfamily Criconematidae Taylor, 1936 (Nematoda). *Opuscula Zoologica Budapest* 17-18, pp. 11-57
- Andrássy, I. (1979b) The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880 (Nematoda). The Genus *Tylenchus* Bastian, 1865). *Acta Zoologica Hungarica* 25, 1-33.
- Andrássy, I. (1981a) Revision of order Monhysterida (Nematoda) Inhabiting Soil and Inland Waters. *Opuscula Zoologica Budapest* 17-18, 13-47

- Andrássy, I. (1981b) The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880 (Nematoda). The genus *Malenchus* Andrásy, 1968. *Acta Zoologica Hungarica* 27, pp. 1-47
- Andrássy, I. (1981c) The genera and species of the family Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters. *Opuscula Zoologica Budapest* 17-18, pp. 13-47
- Andrássy, I. (1982) The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880 (Nematoda). The genus *Coslenchus* Siddiqi, 1978. *Acta Zoologica Hungarica* 28, (3-4) pp. 193-232
- Andrássy, I. (1984a) Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolescida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). In Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Edited by Franz H. Gustav Fischer Vlg., Stuttgart. pp 1-509.
- Andrássy, I. (1984b) The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880 (Nematoda). The genera *Cephalenchus* (Goodey, 1962) Golden, 1971 and *Allotylenchus* gen.n. *Acta Zoologica Hungarica* 30, (1-2) pp. 1-28
- Andrássy, I. (1985a) The genus *Plectus* Bastian, 1865 and its nearest relatives (Nematoda : Plectidae). *Acta Zoologica Hungarica* 31, (1-3) pp. 1-52
- Andrássy, I. (1985b) A dozen new nematode species from Hungary. *Opuscula Zoologica Budapest* 19-20, pp. 3-39
- Andrássy, I. (1985c) On the genera *Mononchus* Bastian, 1865 and *Prionchulus* (Cobb, 1916) Wu Hoeppli, 1929 (Nematoda : Mononchidae). *Opuscula Zoologica Budapest* 21, pp. 9-22
- Andrássy, I. (1986) The genus *Mesodorylaimus* Andrásy, 1959 and its relatives (Nematoda: Dorylaimidae). *Acta Zoologica Hungarica* 32, (3-4) pp. 207-261
- Andrássy, I. (1993a) A taxonomic survey of the family Mononchidae (Nematoda). *Acta Zoologica Hungarica* 39, (1-4) pp. 13-60
- Andrássy, I. (1993b) A taxonomic survey of the family Anatonchidae (Nematoda). *Opuscula Zoologica Budapest* 26, pp. 9-30?
- Andrássy, I. (1998) The genus *Boreolaimus* gen. n. and its 6 species (Dorylaimida, Qudsianematidae), nematodes from the European Arctic. *Fundamental and Applied Nematology* 21, pp. 553-567
- Arens, M. (1993) Untersuchungen über die Nematodenfauna von Oberflächengewässern im Bereich landwirtschaftlich genutzter Flächen. Diplomarbeit des Fachbereich Biologie (18) der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, pp. 1-193+1-29.
- Arthington, A., H Y.G., W, Conrick, D. & L (1986) Nematodes, including a new record of *Tobrilus diversipapillatus* in Australia, as potential indicators of sewage effluent pollution. *Australian Journal of marine and freshwater research* 37, 159-166 j.
- Baermann, G. (1917) Eine einfache Methode zur Auffindung von *Ankylostomum*- (Nematoden)-Larven in Erdproben. *Geneesk. Tijdsch. Ned.-Indië* 57: 131-137: zitiert in Alpei, J. (1995) Die freilebenden Nematoden von Buchenwäldern mit

- unterschiedlicher Humusform: Struktur der Gemeinschaften und Funktion in der Rhizosphäre der Krautvegetation. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Band 125, 1-165
- Balkwill, D.L., Lech, F.R., Wilson, J.T., McNaab, J.F. & White, D.C. (1988) Equivalence of microbial biomass measures based on membrane lipid and cell wall components, adenosine triphosphate, and direct counts in subsurface aquifer sediments. *Microbial Ecology* 16, 73-84
- Barbuto, M. & Zullini, A. (2005) The nematode community of two Italian rivers (Taro and Ticino). *Nematology* 7, 667-675.
- Baumgartner, A. & Liebscher, H.-J. (1990) Lehrbuch der Hydrologie, Bd. 1: Allgemeine Hydrologie - Quantitative Hydrologie. *Borntraeger-Verlag Berlin – Stuttgart*, pp.1-673.
- Bazzanti, M. (2000) Macrobenthic nematodes as a biological indicators in a Mediterranean lowland river in Central Italy: a case study. *Arch Hydrobiol* 148, 59-70.
- Begon, M., Harper J. & Townsend, C.R. (1990) Ecology - Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, Boston, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. pp 1
- Beier, S., Bolley M. & Traunspurger, W. (2004) Predator-prey interactions between *Dugesia gonocephala* and free-living nematodes. *Freshwater Biology* 49, 77-86.
- Beier, S. & Traunspurger, W. (2001) The meiofauna community of two small German streams as indicators of pollution. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 8, 387-405.
- Beier, S. & Traunspurger, W. (2003a) Seasonal distribution of free-living nematodes in the Körsch, a coarse-grained submountain carbonate stream in southwest Germany. *Nematology* 5, 481-504.
- Beier, S. & Traunspurger, W. (2003b) Seasonal distribution of freeliving nematodes in the stream Krähenbach: a fine-grained submountain carbonat stream in Southwest Germany. *Nematology* 5, 113-136.
- Beier, S. & Traunspurger, W. (2003c) Temporal dynacmics of meiofauna communities in two small submountain carbonat streams with different grain size. *Hydrobiologia* 498, 107-131.
- Bergtold, M., Günter, V. & Traunspurger, W. (2005) Is there competition among ciliates and nematodes? *Freshwater Biol.* 50, 1351-1359.
- Bergtold, M. & Traunspurger, W. (2004) The benthic community in the profundal of Lake Brunnsee: Seasonal and spatial patterns. *Arch Hydrobiol* 160, 527-554.
- Bergtold, M. & Traunspurger, W. (2005) Benthic production by micro-, meio-, and macrobenthos in the profundal of an oligotrophic lake. *J North Am Benth Soc* 24, 321-329.

- Bergtold, M. & Traunspurger, W. (2006) Production of freshwater nematodes. *E Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy, Chapter 5*: Edited by Eyuaalem-Abebe, Andrassy I. and Traunspurger W. CAB International, Wallingford, UK, pp. 94-104.
- Bert, W. & Borgonie, G. (2006) Order Rhabditida: Suborder Tylenchina. In *Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy*. Edited by Eyuaalem-Abebe, Andrassy, I. und Traunspurger W. CABI Publishing, Wallingford-UK, Cambridge-USA. pp 648-695.
- Birks, H.J.B., Peglar, S.M. & Austin, H.A. (1996) An Annotated Bibliography Of Canonical Correspondence Analysis And Related Constrained Ordination Methods 1986-1993. *Abstracta Botanica* 20, 17-36.
- Biro, K. (1968) Nematodes of Lake Balaton II. The nematodes of the open water mud in the Keszthely Bay. *Anales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae: Tihany Biologica Katato intezet* 35, 109-116.
- Biro, K. (1973) Nematodes of Lake Balaton IV. Seasonal qualitative and quantitative changes. *Anales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae: Tihany Biologica Katato intezet* 40, 135-158.
- Bjørnlund, L., Vestergård M., Johansson S., Nyborg M., Steffensen L. & Christensen S. (2002) Nematode communities of natural and managed beech forests – a pilot survey. *Pedobiologia* 46, 53-62.
- Blaxter, M.L., De Ley, P., Garey, J.R., Liu, L.X., Scheldeman, P., Vierstraete, A., Vanfleteren, J.R., Mackey, L.Y., Dorris, M., Frisse, L.M., Vida, J.T. & Thomas, W.K. (1998) A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* 392, pp. 71-75
- Bohle, H.-W. (1995) Spezielle Ökologie - Limnische Systeme. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. pp 267
- Bohle, H.W. & Engel-Methfessel, E. (1993) Grundzüge für die ökologische Bewertung des amphibischen Lebensraumes. In: Wolf, P. (ed.) - Ökologische Gewässersanierung im Spannungsfeld zwischen Natur und Kultur - Kurzfassungen der Referate. *Fachgebiet Siedlungswasserwirtschaft Universität - Gesamthochschule Kassel: Wasser - Abwasser - Abfall* 11, 97-108.
- Bongers, T. (1988) De Nematoden van Nederland. Natuurhistorische Bibliotheek van de KNNV, Nr. 46. *Natuurhistorische Bibliotheek van de KNNV* 46, 1-408.
- Bongers, T. (1990) The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, pp. 14-19
- Bongers, T. (1999) The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and cp-scaling. *Plant and Soil* 212, 13-22.
- Bongers, T. & Bongers, M. (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10, 239-251.
- Bongers, T., de Goede, R.G.M., Korthals G. & Yeates G. (1995a) Proposed changes of c-p classification of nematodes. *Russian Journal of Nematology* 3, 61-62.

- Bongers, T. & Korthals, G. (1993) The Maturity Index, an instrument to monitor changes in the nematode community structure. *Proceedings of the International Symposium on crop protection* 45, 80.
- Bongers, T. & Van De Haar, J. (1990) On the potential of basing an ecological typology of aquatic sediments on the nematode fauna : an example from the river Rhine. *Hydrobiological Buletin* 24, 37-46.
- Bongers, T., van der Meulen, H. & Korthals, G. (1997) The relation between the Maturity Index and Plant Parasite Index under enriched conditions. *Appl. Soil Ecol.* 6, 195-199
- Bongers, T. & Yeates, G.W. (1991) Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index. *Marine Ecology Progress Series* 76, pp. 135-142
- Borchardt, M.A. & Bott, T.L. (1995) Meiofaunal grazing of bacteria and algae in a Piedmont stream. *J North Am Benth Soc* 14, 278-298.
- Bott, T.L. & Borchardt, M.A. (1999) Grazing of protozoa, bacteria, and diatoms by meiofauna in lotic epibenthic communities. *J North Am Benth Soc* 18, 499-513.
- Bott, T.L. & Kaplan, L.A. (1989) Densities of benthic protozoa and nematodes in a Piedmont stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8, 187-196.
- Boucher, G. (1980) Impact of Amoco Cadiz Oil Spill on Intertidal and Sublittoral Meiofauna. *Marine Pollution Bulletin* 11, 95-101.
- Box, G.E.P. (1979) Robustness in the strategy of scientific model building. In Robustness in Statistics. Edited by Launer R.L. and Wilkinson G.N. pp 202.
- Brehm, J. & Meijering, M.P.D. (1982) Fließgewässerkunde. Biologische Arbeitsbücher. Quelle & Meyer, Heidelberg. pp 1-311
- Bretschko, G. (1973) Benthos production of a high mountain lake : Nematoda. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 18, 1421-1428.
- Bretschko, G. (1975) Annual benthic biomass distribution in a high-mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria). *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 19, 1279-1285.
- Bretschko, G. (1984) Free-living nematodes of a high mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria, 2237 m asl) I. Monhystera cf. stagnalis and Ethmolaimus pratensis. *Archiv für Hydrobiologie* 101, 39-72.
- Brey, T. (1990) Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch* 32, 329-343.
- Brunke, M. & Gonser, T. (1997a) Kolmationsprozesse und Tiefenfiltration im Interstitial. *BTU Cottbus - DFG Rundgespräch: Partikelretention in kleinen Fließgewässern* 1/97, 51-60.
- Brunke, M. & Gonser, T. (1997b) The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biol* 37, 1-33.

- Brunke, M., Gonser, T. & Grieder, E. (1998) Influence of surface and subsurface flow on distributions of particulate organic matter and inorganic fine particles in perialpine stream sediments. Hydrology, Water Resources and Ecology in Headwaters - Proceedings of the HeadWater '98 Conference, Merano. IAHS Publ. pp 371
- Brzeski, M.W. (1963a) Nematode genera of the family Tripylidae (Nematoda: Enoplida). *Acta Zoologica Cracoviensia* 8, pp. 295-308
- Brzeski, M.W. (1963b) Review of the nematode genus *Anaplectus* de Coninck, Sch. Sth. (Nematoda, Plectidae). *Bulletin de l'Academie polonaise des sciences II / Serie de sciences biologiques* 11, (1) pp. 35-38
- Brzeski, M.W. (1963c) Contribution to the knowledge of the Polish species of *Plectus* Bastian and *Anaplectus* De Coninck and Sch. Stekh. (Nematoda, Plectidae). *Fragm Faun* 11, pp. 21-30
- Brzeski, M.W. (1963d) Further studies on nematodes (Nematoda) of the Sphagnaceae of the Tatra Mountains. *Fragmenta Faunistica* 10, pp. 309-315
- Brzeski, M.W. (1964) Revision der Gattungen *Tripyla* Bastian und *Paratripyla* gen.n. (Nematoda: Enoplida). *Annales zoologici Warszawa* 22, (7) pp. 157-178
- Brzeski, M.W. (1993) *Geomonhystera breviseta* sp.n., *G. mexicana* sp.n. and observations on *G. australis* (Cobb, 1893) Andrassy, 1981 (Nematoda, Monhysteridae). *Fundamental and Applied Nematology* 16, 107-114
- Brzeski, M.W. (1995) Paratylenchinae - Morphology of some known species and descriptions of *Gracilacus bilineata* sp.n. and *Gracilacus vera* sp.n. (Nematoda, Tylenchulidae). *Nematologica* 41, pp. 535-565
- Brzeski, M.W. Choi, Y.E. (1998) Synonymisation of *Rotylenchus* Filipjev, 1936 and *Pararotylenchus* Baldwin and Bell, 1981 (Nematoda, Hoplolaimidae). *Nematologica* 44, pp. 45-48
- Brzeski, M.W. Winiszewska-Slipinska, G. (1993) Taxonomy of Tripylidae (Nematoda, Enoplia). *Nematologica* 39, (1) pp. 12-52
- Buesing, N. & Marxsen, J. (2005) Theoretical and empirical conversion factors for determining bacterial production in freshwater sediments via leucine incorporation. *Limology and Oceanography: Methods* 3, 101-107.
- Burgess, R. (2001) An improved protocol for separating Meiofauna from sediments using colloidal silica soils. *Marine Ecology Progress Series* 214: 161-165
- Bussau, C. (1991) Freelifing nematodes from coastal dunes and adjoining biotopes of German and Danish coasts. 3. Dorylaimida. *Zoologischer Anzeiger* 226, (1-2) pp. 33-63
- Christl, H. (1991) Die Simuliiden des Breitenbaches - eine Emergenzstudie. Diplomarbeit der Philipps – Universität Marburg, 141 pp.
- Christl, H. (1995) Extraction of nematodes from stream sediments (Meeting abstract). *Nematologica* 41, 290.

- Christl, H., Gad, G. (2007) Grundwasserfauna Deutschlands – Nematoda. In Schminke, H.K., Gad, G. (eds.) Grundwasserfauna Deutschlands – ein Bestimmungswerk. DWA Themen – DWA - Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall e.V., p. 481 – 610, Hennef
- Clausi, M. & Vinciguerra, M.T. (1994) 3 new species of *Etamphidelus* Andrassy, 1977 (Nematoda, Alaimidae) from South Africa and Asia. *Nematologica* 40, (4) pp. 474-484
- Cobb, N.A. (1918) Estimating the nema population of soil. *USDA Bur Plant Ind Agric Tech Circ* 1, 1-48
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Coomans, A. & Lima, B. (1965) Description of *Anatonchus amiciae* n. sp. (Nematoda: Mononchidae) with observations on its juvenile stages and anatomy. *Nematologica* 11, (3) pp. 413-431
- Coomans, A. & Loof, P.A.A. (1970) Morphology and taxonomy of Bathyodontina (Dorylaimida). *Nematologica* 16, pp. 180-196
- Coomans, A. & Raski, D.J. (1988a) Three new species of *Etamphidelus* Andrassy, 1977 (Nemata: Alaimidae) in Southern Chile. *Journal of Nematology* 20, (1) pp. 9-22
- Coomans, A. & Raski, D.J. (1988b) Two new species of *Prismatolaimus* de Man, 1880 (Nemata: Prismatolaimidae) in Southern Chile. *Journal of Nematology* 20, (2) pp. 288-303
- Coomans, A. & Eyualet-Abebe (2006) Order Monhysterida. In Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy. Edited by Eyualet-Abebe, Andrassy I. and Trautspurger W. CABI Publishing, Wallingford-UK, Cambridge-USA. pp 574-603.
- Costamanso, E. (1998) Proposal of new synonyms in *Hemicycliophora* de Man, 1921 (Nematoda, Tylenchida). *Nematologica* 44, pp. 125-136
- De Goede, R. (1993) Terrestrial Nematodes in a changing environment. *Proefschrift ter verkrijging van de graad van doctor Landbouwniversiteit te Wageningen*: 1-138.
- De Gisse, A. (1968) Bijdrage tot de morfologie en de systematiek van Criconematidae (Taylor, 1936) Thorne, 1949 (Nematoda). *Proefschrift*, Universiteit Gent, pp. 1-142
- De Jonge, V.N., Bouwman, L.A. (1977) A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Marine Biology*, 42 (2): 143-148.
- De la Blanca, N.P., Fdez Valdivia, J., Castillo, P. & Gomezbarcina, A. (1992) Detecting nematode features from digital images. *Journal of Nematology* 24, 289-297.
- De Ley, P. (2006) A quick tour of nematode diversity and the backbone of nematode phylogeny (open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License). <http://www.wormbook.org/chapters/www.quicktourdiversity/quicktourdiversity.html>

- De Ley, P. & Blaxter, M. (2002) Systematic position and phylogeny. in: Lee, D.L. (ed) *The biology of nematodes*, 2, pp 633-653, Taylor and Francis, London
- De Ley, P. & Blaxter, M. (2004) A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. *Nematology Monographs and Perspectives* 2, pp. 633-653
- De Ley, P., Decraemer, W. & Eyualet-Abebe (2006) Introduction: summary of present knowledge and research addressing the ecology and taxonomy of freshwater nematodes. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyualet-Abebe, Andr ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK. pp 3-30.
- DRL Deutscher Rat f r Landespflege (1989) Wege zu naturnahen Flie gew ssern - Gutachterliche Stellungnahme und Ergebnisse eines Kolloquiums des Deutschen Rates f r Landespflege. *Schriftenreihe des Deutschen Rates f r Landespflege* 58, 725-893.
- Duft, M.A. (2003)  kotoxikologische Sedimentbewertung gro er Flie gew sser mit Nematoden und Gastropoden - vom Biotest zum Freiland. Dissertation. Universit t Frankfurt am Main - Fachbereich Biologie und Informatik, Frankfurt / Main.
- Duft, M., Fittkau, K. & Traunspurger, W. (2002) Colonization of exclosures in a Costa Rican stream: Effects of macrobenthos on meiobenthos and the nematode community. *Journal of Freshwater Ecology* 17, (4), 531-541.
- Ebsary, B.A. Anderson, R.V. (1981) Two new species of *Hirschmanniella* Luc Goodey, 1963 (Nematoda : Pratylenchidae) with a key to the nominal species. *Canadian Journal of Zoology* 60, pp. 530-535
- Eckey, H.-F., Kosfeld, R. & Dreger, C. (1992) Statistik - Grundlagen -Methoden - Beispiele. Verlag Dr. Thomas Gabler, Wiesbaden. pp 1
- Eder, R. & Kirchengast, M. (1982) The nematode-fauna (Nemathelminthes, Nematoda) of a polluted part of the river Mur (Styria, Austria). *Nematol medit* 10, 127-134.
- Escuer, M. Bello, A. (1996) *Ogma fagini* sp.n. and description of the male of *Criconemella rosmarini* Castillo et al., 1988 (Nematoda, Criconematidae) from Spain. *Nematologica* 42, pp. 265-274
- Essink, K. & Romeyn, K. (1994) Estuarine Nematodes as Indicators of Organic Pollution an Example from the Ems Estuary (The Netherlands). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28, 213-219.
- Ettema, C.H. (1993) Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and Fertility of Soils* 16, 79-85.
- Ettema, C.H. & Bongers T. (1993) Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the maturity index. *Biology and Fertility of Soils* 16, 79-85.
- Eyualet-Abebe, Traunspurger, W. & Andr ssy, I. (2006a) *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. CABI Publishing, Oxfordshire, UK. pp 1-752
- Eyualet-Abebe, Traunspurger, W. & Michiels, I. (2006b) Dynamics of limno-nematodes. Abundance, biomass and diversity. In: Eyualet-Abebe, Traunspurger, W. &

- Andrássy, I.: Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy, Chapter 4: 77-93
(weitere Zitate des Autoren unter "Abebe, Eyualem"!)
- Fiebig, D.M. (1992) Fates of dissolved free amino acids in groundwater discharged through stream-bed sediments. *Hydrobiologia* 235, 311-319
- Fiebig, D.M. (1995) Groundwater discharge and its contribution of dissolved organic carbon to an upland stream. *Arch Hydrobiol* 134, 129-155.
- Fiebig, D.M. (1997) Microbiological turnover of amino acids immobilized from groundwater discharged through hyporheic sediments. *Limnol Oceanogr* 142, 763-768.
- Fiebig, D.M. & Marxsen J. (1992) Immobilization and mineralization of dissolved free amino acids by stream-bed biofilms. *Freshwater Biol.* 28, 129-140.
- Freckman, D.W. (1982) Nematodes in soil ecosystems. *University of Texas Press, Austin*, 1-206.
- Frostegaard, A., Tunid, A. & Baath, E. (1991) Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. *Journal of Microbial Methods* 14, 151-163
- Fortuner, R. (1987) A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 8. The family Hoplolaimidae Filipjev, 1934. *Revue de Nematologie* 10, (2) pp. 219-232
- Gagarin, V.G. (1993) Freilebende Nematoden aus Süßwasser in Russland und angrenzenden Ländern (Ordnungen Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida, Mononchida), pp. 1-351, Arbeit aus der Station Borok USSR Monographia, St Petersburg (Russische Sprache, einige relevante Seiten übersetzt mit Christina Mészáros)
- Ganguly, S. Khan, E. (1990) *Gracilpaurus corbetti* gen. n., sp. n. (Nematoda, Tylenchida, Paratylenchidae) from India with a key to the species of this genus. *Pakistan Journal of Nematology* 8, (2) pp. 65-71
- Geraert, E. (1965) The genus *Paratylenchus*. *Nematologica* 11, (3) pp. 301-334
- Geraert, E. (1966a) The systematic position of the families Tylenchulidae and Criconematidae. *Nematologica* 12, (3) pp. 362-368
- Geraert, E. (1966b) On some Tylenchidae and Neotylenchidae from Belgium with the description of a new species, *Tylenchorhynchus microdorus*. *Nematologica* 12, (3) pp. 409-416
- Geraert, E. (1997) Comparison of the esophageal structure in *Aphelenchoides* and *Hoplolaimus* (Tylenchida, Nematoda). *Nematologica* 43, pp. 295-305
- Geraert, E. & Barooti, S. (1996) 4 *Rotylenchus* from Iran, with a key to the species. *Nematologica* 42, 503-520.
- Geraert, E. & Raski, D.J. (1987) A reappraisal of Tylenchina (Nematoda). 3. The family Tylenchidae Örley, 1880. *Revue de Nematologie* 10, (2) pp. 143-161

- Geraert, E. & Raski, D.J. (1988) Study of some *Aglenchus* and *Coslenchus* species (Nematoda : Tylenchida). *Nematologica* 34, pp. 6-46
- Gerber, K., Smart, G.C., Jr & Esser, R.P. (1987) A comprehensive catalogue of plant parasitic nematodes associated with aquatic and wetland plants. *Florida agricultural Experiment Station, Technical Bulletin* 871, 1-170.
- Gerlach, S.A. (1971) On the importance of marine meiofauna for the benthos communities. *Oecologia (Heidelb)* 6, 176-190.
- Gerlach, S.A. & Riemann, F. (1973) The Bremerhaven Checklist of aquatic Nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea Excluding the Dorylaimida. *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven, Supplement* 4, pp. 1-404 + 736 pp
- Goodey, J.B. (1963) Soil and freshwater nematodes. *Methuen, London; Wiley, New York* 1-544.
- Goffart, S.A. (1950) Nematoden aus unterirdischen Gewässern. *Deutsche Zoologische Zeitschrift* 1, (4) pp. 73-78.
- Goralczyk, K. (1995) Nematodensukzessionen in einem Ausblasungstal des Slowinsky-Nationalparks (PL). Diplomarbeit Universität Bremen, Bremen, 60 pp.
- Goralczyk, K. (1998) Nematodes in a coastal dune succession - indicators of soil properties. *Applied Soil Ecology* 9, 465-469.
- Gourbault, N.E., Warwick, R.M. & Helleouet, M.N. (1995) A survey of intertidal meiobenthos (especially Nematoda) in coral sandy beaches of Moorea (French-Polynesia). *Bulletin of Marine Science* 57, 476-488.
- Gourbault N., Warwick R.M. & Helleouet M.N. (1998) Spatial and temporal variability in the composition and structure of meiobenthic assemblages (especially nematodes) in tropical beaches (Guadeloupe, FWI). *Cahiers de biologie marine* 39, 29-39
- Gyedu-Ababio, T.K., Furstenberg, J.P., Baird, D. & Vanreusel, A. (1999) Nematodes as indicators of pollution: a case study from the Swartkops River system, South Africa. *Hydrobiologia* 397, 155-169.
- Harms, V. (1988) Biomathematik, Statistik und Dokumentation. 5 Aufl, Harms - Vlg, Kiel
- Heininger, P., Hoess S., Claus E., Pelzer J. & Traunspurger W. (2007) Nematode communities in contaminated river sediments. *Environmental Pollution* 146, 64-76.
- Heip, C., Vincx, M. & Vranken, G. (1985) The Ecology of Marine Nematodes. *Oceanography and Marine Biology; Annual Review* 23, pp. 399-489
- Hendel, B. (1999) Der mikrobielle Abbau von Holz und Laub im Breitenbach unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung extrazellulärer Enzyme. Dissertation, Justus-Liebig-Universität Gießen, Gießen, 128 pp.
- Hendel, B. & Marxsen, J. (1997) Measurement of low-level extracellular enzyme activity in natural waters using fluorogenic model substrates. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 25, 253-258

- Hendel, B. & Marxsen, J. (2000) Extracellular Enzyme Activity Associated with Degradation of Beech Wood in a Central European Stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 85, 95-105.
- Hessisches Landesvermessungsamt (1988) Topographische Karte 1:25000, Karte 5323 (Schlitz), Wiesbaden
- Hill, M.O. (1979a) DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and systematics. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Hill, M.O. (1979b) TWINSpan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, New York, USA
- Hirschmann, H. (1952) Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. *Zool Jahrb Syst* 81, 313-436.
- Hodda, M. (1999) Nematodes of Australia: Free-living, insect- and plant- associated. Available at: <http://www.entcsiro.au/science/nematodes/nematodes>
- Hodda M. & Bloemers, G.F. (1995) Efficiency of extracting nematodes from a tropical forest soil. *Pedobiologia* 39, 331-343.
- Hodda, M. (2006) Nematodes in lotic systems. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyualet-Abebe, Andr  ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK. Chapter 9 pp 163-178.
- Hodda, M. & Eyualet-Abebe (2006) Techniques for processing freshwater nematodes. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyualet-Abebe, Andr  ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK. pp 31-45.
- Hodda, M., Oca  a, A. & Traunspurger, W. (2006) Nematodes from extreme freshwater habitats. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyualet-Abebe, Andr  ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK Chapter 10: 179-210.
- Hoess, S., Bergtold M., Haitzer M., Traunspurger W. & Steinberg C.E.W. (2001) Refractory dissolved organic matter can influence the reproduction of *Caenorhabditis elegans* (Nematoda). *Freshwater Biol* 46, 1-10.
- Hoess, S., Traunspurger, W. & Zullini, A (2006) Freshwater nematodes in environmental science. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyualet-Abebe, Andr  ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK Chapter 8: 144-162.
- Hohberg, K. & Traunspurger, W. (2005) Predator-prey interaction in soil food web: Functional response, size-dependent foraging efficiency, and the influence of soil texture. *Biology and Fertility of Soils* 41, 419-427.
- Holopainen, I. & Paasivirta, L. (1977) Abundance and biomass of the meiozoobenthos in the oligotrophic and mesohumic lake P        , Southern Finland. *Annales Zoologica Fennici* 14, 124-134.

- Holovachov, O. (2006a) Morphology and systematics of the order Plectida Malakhov, 1982 (Nematoda). Wageningen Universiteit, Wageningen. pp 1-246
- Holovachov, O. (2006b) Studies on the genus *Aphanolaimus* de Man, 1880 (Nematoda: Aphanolaimidae) with description of two new species. *Nematology* 8, 235-254.
- Hoschitz, M. & Kaufmann, R. (2004) Soil nematode communities of Alpine summits—site differentiation and microclimatic influences. *Pedobiologia* 48, 313-320.
- Illies, J. (1971) Emergenz 1969 im Breitenbach. *Arch. Hydrobiol.* 69, 14-59.
- Illies, J. (1983) Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach (Emergenzanalyse). *Verhandlungen der deutschen Gesellschaft für Ökologie* 10, 247-253.
- Jacobs, L.J. (1987) A checklist of the Monhysteridae (Nematoda, Monhysterida). *Rand Afrikaans University*, 1-186.
- Jacobs, L.J. (1988) Monografische Studie van de Monhysteridae de Man, 1876 (Nematoda). *Rijksuniversiteit te Gent - Fakulteit der Wetenschappen - Laboratorium voor Morfologie; Systematiek der Dieren*. Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Doctor in de Wetenschappen, groep Dierkunde. Gent: pp. 1-766 ("Graue" Publikation).
- Jacobs, L.J. (1992) Lijst van Kenmerken nodig voor de (her)beschrijving van Monhysteridae soorten; (aus Dissertation, unveröffentlicht). s 66; 69; 99-104; 150-155; 228-231, pers. Mittlg.
- Jacobs, L.J. & Claeys, H. (1987) A digitizing tablet as an efficient and accurate tool in morphometric studies on nematodes. *Annales de la Societe Royale Zoologique de Belgique* 117, 15-20.
- Jacobs, L.J. & Heyns, J. (1992) Morphology of *Monhystera coomansi* sp. n. from Algeria (Nematoda, Monhysteridae). *Nematologica* 38, (1) pp. 1-21
- Jacobs, L.J., Heyns, J. & Coomans, A. (1994) Redescription of 3 South-African *Monhystera* species (Nematoda). *South African Journal of Zoology-Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Dierkunde* 29, (1) pp. 62-69
- Jairajpuri, M.S. (1965) Studies on *Dorylaimellus* Cobb, 1913 and *Nygellus* Thorne, 1939 (Nematoda: Dorylaimoidea with descriptions of three new species. *Nematologica* 11, (2) pp. 207-212
- Jairajpuri, M., S & Ahmad, W. (1993) Dorylaimida - Free living, predaceous and plant parasitic nematodes. *Oxford; IBH Publishing CPVT LTD; New Delhi - Bombay - Calcutta* 2, pp. 1-458
- Jairajpuri, M.S. (1969) Studies on Mononchida of India. II. The Genera *Mononchus*, *Clarcus* n.gen. and *Prionchulus* (Family Mononchidae Chitwood, 1937). *Nematologica* 16, pp. 213-221
- Jairajpuri, M.S., Ahmad, W. & Sturhan, D. (1998) *Loofilaimus*, a remarkable new genus of Dorylaimida from Iran. *Nematologica* 44, pp. 15-20

- Jairajpuri, M.S. & Khan, W.U. (1977) Studies on Mononchidae of India IX. Further Division of the Genus *Clarkus* Jairajpuri, 1970 with a proposal of *Coomansus* n. gen. (Family Mononchidae Chitwood, 1937) and description s of two new species. *Nematologica* 23, pp. 89-96
- Jensen, P. (1984) Ecology of benthic and epiphytic nematodes in brackish waters. *Hydrobiologia* 108, pp. 201-217
- Jensen, P. (1987) Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Marine Ecology Progress Series* 35, pp. 187-196
- Jensen, P. (1995a) *Theristus* (*Penzancia*) *anoxybioticus* n.sp. (Nematoda, Xyalidae) from sublittoral methane seepages in the northern Kattegat, Denmark. *Journal of Nematology* 27, 231-236.
- Jensen, P. (1995b) Life-history of the nematode *Theristus anoxybioticus* from sublittoral muddy sediment at methane seepages in the northern Kattegat, Denmark. *Marine Biology* 123, 131-136.
- Jensen, P. (1996) Burrows of marine nematodes as centers for microbial-growth. *Nematologica* 42, 320-329.
- Jongmann, R.H.G., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. (1995) Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 299 pp..
- Juget, J. (1969) Description de quelques formes rares ou nouvelles de Nématodes libres du bassin du Léman. *Bull Soc vaud Sci nat* 70, 141-173
- Junk, W.J. (1999) The flood pulse concept of large rivers: learning from the tropics. *Arch Hydrobiol.* 115, 261-280.
- Kaplan, L.A. & Bott, T.L. (1983) Microbial heterotrophic utilization of dissolved organic matter in a Piedmont stream. *Freshwater Biol* 13, 363-377.
- Karegar, A., Deley, P. & Geraert, E. (1997) 3 teratocephalid nematodes from Iran. *Fundamental and Applied Nematology* 20, pp. 459-471
- Khan, Z., Ahmad, W. & Jairajpuri, M.S. (1994) 3 new species of the family Actinolaimidae (Nematoda, Dorylaimida) from India. *Fundamental and Applied Nematology* 17, (3) pp. 267-273
- Kokordak, J. (1969) Über die Möglichkeit einer Ausnützung der Nematoden als Indikatoren der Tätigkeit der mechanisch-biologischen Kläranlage. *Folia Vet Kosice* 13, 123-132.
- Korthals G.W., Alexiev, A.D., Lexmond, T.M., Kammenga, J.E. & Bongers, T. (1996) Long-term effects of copper and pH on the nematode community in an agroecosystem. *Environmental Toxicology and Chemistry* 15, 979-985.
- Lamassese, C.S. & Germani, G. (1998) Description of 2 new species of *Rotylenchus* and 2 populations of *Rotylenchus agnetis* (Nematoda, Hoplolaimidae). *Nematologica* 44, pp. 37-44
- Lampert, W. & Sommer, U. (1997) Limnoecology. The ecology of lakes and streams. Oxford University Press, New York. pp 382

- Limpert, E., Stahl, W.A. & Abbt, M. (2001) Log-normal distributions across the sciences: Keys and clues. *Bioscience* 51, 341-352.
- Li Y., Hyde K.D., Cai L., Vijazkrishna D. & Zhang K. (2005) Phylogenetics and evolution of nematode-trapping fungi (Orbiliaceae) estimated from nuclear and protein coding genes. *Mycologia* 97, 1034-1046.
- Loof, P.A.A. (1968) Taxonomy of *Hemicycliophora* species of West and Central Europe (Nematoda : Criconelematoidea). *Meded LandbHogesch Wageningen, Nederland* 68, (14) pp. 43 pp
- Loof, P.A.A. (1978) The genus *Pratylenchus* Filipjev, 1936 (Nematoda: Pratylenchidae): a review of its anatomy, morphology, distribution, systematics and identification. *Jordbruk* 5, 5, pp. 1-50, Swedish University of Agric. Sciences. Research Information Centre
- Loof, P.A.A. (1993) On the identity of *Oxydirus amplicephalus* Colomba; Vinciguerra, 1979 (Dorylaimida, Belondiridae). *Fundamental and Applied Nematology* 16, (3) pp. 283-284
- Loof, P.A.A. (1994) On the identity of *Dorylaimus attenuatus* DeMan, 1880 (Nematoda, Dorylaimida). *Nematologica* 40, (3) pp. 340-347
- Loof, P. (1999) Nematoda, Adenophorea (Dorylaimida). *Süßwasserfauna von Mitteleuropa*, 4/2/2, Spektrum Akademischer Verlag Gustav Fischer, Heidelberg – Berlin, pp. 1-259
- Loof, P. (2001) Nematoda, Secernentea (Tylenchida, Aphelenchida). *Süßwasserfauna von Mitteleuropa*, 4, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, pp. 1-246
- Loof, P.A.A. & Chen, Q.W. (1999) A revised polytomous key for the identification of species of the genus *Longidorus* Micoletzky, 1922 (Nematoda: Dorylaimoidea). Supplement 1. *Nematology* 1, pp. 55-59
- Loof, P.A.A. & De Grisse, A. (1967) Re-establishment of the genus *Criconelemoides* Taylor, 1936 (Nematoda: Criconelematidae). *Mededelingen Rijksfakulteit Landbouw-Wetenschappen Gent* 32, pp. 466-475
- Loof, P.A.A., & De Grisse, A. (1974) Interrelationship of the genera of Criconelematidae (Nematoda: Tylenchida). *Mededelingen Rijksfakulteit Landbouw-Wetenschappen Gent* 38, pp. 1303-1328
- Loof, P.A.A., Jairajpuri, M.S. & Ahmad, W. (1994) Corrections and additions to: Jairajpuri and Ahmad: Dorylaimida. *Fundamental and Applied Nematology* 18, (4) pp. 393-401
- Loof, P.A.A. & Riemann, F. (1976) Taxonomy of the *Tobrilus longus* group (Enoplida: Tripylidae). *Nematologica* 22, pp. 15-48
- Loof, P.A.A. & Winiszewskaslipinska, G. (1993) Systematic observations on some species of *Coomansus* Jairajpuri; Khan, 1977 and *Iotonchus* Cobb, 1916 (Nematoda, Mononchina). *Nematologica* 39, (2) pp. 183-217
- Loof, P.A.A., Wouts, W.M. & Yeates, G.W. (1997) Criconelematidae (Nematoda, Tylenchida) from the New-Zealand region - genera *Mesocriconelema*, *Criconelema*,

- Discocriconemella*, and *Hemicriconemoides*. *New Zealand Journal of Zoology* 24, pp. 123-151
- Lorenzen, S. (1981) Entwurf einem phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. *Veröff Inst Meeresf Bremerh (Suppl)* 7, 1-472.
- Luc, M. (1987) A reappraisal of Tylenchidae (Nemata). 7. The family Pratylenchidae Thorne, 1949. *Revue de Nematologie* 10, (2) pp. 203-218
- Luc, M. & Baujard, P. (1998) On *Macroposthonia* De-Man, 1880 (Nematoda, Criconematidae). *Systematic Parasitology* 40, pp. 61-62
- Luc, M. & Raski, D.J. (1981) Status of the genera *Macroposthonia*, *Criconemoides*, *Criconemella* and *Xenocriconemella* (Criconematidae: Nematoda). *Revue de Nematologie* 4, (1) pp. 3-21
- Luc, M. & Raski, D.J. (1987) On *Macroposthonia* and *Criconemoides*, again (Criconematidae: Nemata). *Revue de Nematologie* 10, (1) pp. 121-122
- Lytle, D.A. (2002) Flash floods and aquatic insect life history evolution: evaluation of multiple models. *Ecology* 83, 370-385
- Lytle, D.A. & Poff, L.D. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends Ecol. Evol.* 19, 94-100.
- Maggenti, A.R. (1961a) Morphology and biology of the genus *Plectus* (Nematoda: Plectidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 28, pp. 118-130
- Maggenti, A.R. (1961b) Revision of the genus *Plectus* (Nematoda: Plectidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 28, pp. 139-166
- Maggenti, A.R., Raski, D.J., Koshy, P.K. & Sosamma, V.K. (1983) A new species of *Chronogaster* Cobb, 1913 (Nemata: Plectidae) with an amended diagnosis of the genus and discussion of cuticular ornamentation. *Revue de Nematologie* 6, (2) pp. 257-263
- Magurran, A.E. (1988) Ecological diversity and its measurement., *Princeton University Press*, Princeton, N J.: 1-179
- Marcotte, B.M. & Coull, B.C. (1974) Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie et Milieu* 2, 281-300.
- Maraïs, M. & Queneherve, P. (1996) *Helicotylenchus macrostylus* n-sp (Hoplolaimidae, Nemata) from French Guiana with notes on 3 known species. *Nematropica* 26, pp. 39-45
- Margalef, R. (1958) Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3, 36-71.
- Marxsen, J. (1988) Evaluation of the importance of bacteria in the carbon flow of a small open grassland stream, the Breitenbach. *Arch Hydrobiol* 111, 339-350.
- Marxsen, J. (1996) Measurement of bacterial production in stream-bed sediments via leucine incorporation. *FEMS Microbiology Ecology* 21, 313-325

- Marxsen, J. (2000) Bacterial production in different streambed habitats of an upland stream: Sandy versus coarse gravelly sediments. *Arch Hydrobiol* 152, 543-565
- Marxsen, J. (2006) Bacterial production in the carbon flow of a central European stream, the Breitenbach. *Freshwater Biology* 51, 1838-1861.
- Marxsen, J., Schmidt, H.-H. & Fiebig, D. (1997) Organic matter dynamics in the Breitenbach, Germany. *J North Am Benth Soc* 16, 28-32.
- Mehta, U.K. & Raski, D.J. (1971) Revision of the genus *Criconema* Hofmänner; Menzel, 1914 and other related genera (Criconematidae: Nematoda). *Indian Journal of Nematology* 1, pp. 145-198
- Meyl, A.H. (1960) Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden. In Die Tierwelt Mitteleuropas 1 (5a). Edited by Brohmer P.; E.P.; Quelle; Meyer, Leipzig. pp 1-164 + 54 Tafeln.
- Meyl, A.H. (1961) Fadenwürmer (Nematoden). Kosmos Verlag Frankh, Stuttgart. pp 1
- Michiels, I. & Traunspurger, W. (2004a) A three year study of seasonal dynamics of a zoobenthos community in a eutrophic lake. *Nematology* 6, 655-669.
- Michiels, I. & Traunspurger, W. (2004b) Maintenance of biodiversity through predation in freshwater nematodes? *Nematology Monographs and Perspectives* 2, 723-737.
- Michiels, I. & Traunspurger, W. (2005a) Impact of resource availability on species competition and diversity in freshwater nematodes. *Oecologia (Heidelb)* 142, 98-103.
- Michiels, I. & Traunspurger, W. (2005b) Seasonal variation of biodiversity and assemblage structure in freshwater nematodes. *Arch Hydrobiol* 163, 183-194.
- Micoletzky, H. (1914) Freilebende Süßwassernematoden der Ostalpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebietes. *Zool Jb (Syst)* 36, 331-546.
- Micoletzky, H. (1925) Die freilebenden Süßwasser- und Moornematoden Dänemarks. *Det Kgl Danske Vidensk Selsk Skr Naturv Math Afd* 8, 57-310 + 13 Tafeln.
- Milne, D.L. (1963) A revision of the genus *Prismatolaimus* de Man, 1880, with a key to the species and a description of *P. parvus* n. sp. *Suid Afrikaanse tydskrif vir Landbouwetenskap - South African Journal of Agricultural Science, Pretoria* 6, pp. 549-556
- Moens, T., Paiva dos Santos, G.A., Thompson, F., Swings, J., Fonséca-Genevois, V., Vincx, M. & De Mesel, I. (2005) Do nematode mucus secretions affect bacterial growth? *Aquatic Microbial Ecology* 40, 77-83.
- Moens, T., Traunspurger, W. & Bergtold, M. (2006) Feeding ecology of free-living benthic nematodes. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*. Edited by Eyuaalem-Abebe, Andrassy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK Chapter 6: 105-131.
- Moens, T., Verbeeck, L. & Vincx, M. (1999) Feeding biology of a predatory and a facultatively predatory nematode (*Enoploides longispiculosus* and *Adoncholaimus fuscus*). *Mar Biol* 134, 585-593.

- Moens, T. & Vincx, M. (1997) Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Marine Biological Association of the United Kingdom* 77, pp. 211-227
- Moens, T. & Vincx, M. (2000) Temperature, salinity and food thresholds in two brackish-water bacterivorous nematode species: assessing niches from food absorption and respiration experiments. *J Exp Mar Biol Ecol* 243, 137-154
- Moens, T. Yeates G.W. & De Ley, P.M. (2004) Use of carbon and energy sources by nematodes. In *Nematology Monographs and Perspectives: Proceedings of the Fourth International Congress of Nematology*, 8-13 June 2002, Tenerife, Spain. Edited by Cook R. and Hunt D.J. pp 529-545.
- Moorthy, V.N. (1937) A New species of fresh-water nematode, *Actinolaimus chitwoodi* (Dorylaimidae). *Proceedings Helminthological Soc Wash* 4, (2) pp. 61
- Mulvey, R.H. (1961a) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. I. Genus *Mylonchulus* (Enoplida: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 39, pp. 665-696
- Mulvey, R.H. (1961b) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. II. Genus *Anatonchus* (Enoplida: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 39, pp. 807-826
- Mulvey, R.H. (1961c) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. III. Genus *Miconchus* (Enoplida: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 40, pp. 65-81
- Mulvey, R.H. (1963a) The Mononchidae: A family of predaceous nematodes IV. Genus *Iotonchus* (Enoplida: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 41, pp. 79-98
- Mulvey, R.H. (1963b) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. V. Genera *Sporonchulus*, *Granonchulus* and *Prionchuloides* (Nematoda: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 41, pp. 763-774
- Mulvey, R.H. (1967a) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. VI. Genus *Mononchus* (Nematoda: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 45, pp. 915-940
- Mulvey, R.H. (1967b) The Mononchidae: a family of predaceous nematodes. VII. Genus *Prionchulus* (Nematoda: Mononchidae). *Canadian Journal of Zoology* 45, pp. 941-953
- Mulvey, R.H. (1969) Soil-inhabiting nematodes of the orders Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida, and Monhysterida from the Canadian high Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 47, pp. 365-382
- Muschiol, D. & Traunspurger, W. (2007) Life cycle and calculation of the intrinsic rate of natural increase of two bacterivorous nematodes, *Panagrolaimus* sp. and *Poikilolaimus* sp. from chemoautotrophic Movile Cave, Romania. *Nematology* 9, 271-284.
- Neher, D.A. & Campbell, C.L. (1996) Sampling for regional monitoring of nematode communities in agricultural soil. *J Nematol* 28, 196-208.
- Neher, D.A. & Darby, B.J. (2006) Computation and application of nematode community indices: General guidelines. In *Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy*.

- Edited by Eyualet-Abebe, Andr ssy I. and Traunspurger W. CABI Publishing, Oxfordshire, UK. pp 211-222.
- Neumann, P. (1995) Untersuchungen zur Nahrungsqualit t von benthischem feinputikul rem Detritus f r Feinputikelsammler, unter dem Aspekt seiner biochemischen Zusammensetzung im Breitenbach. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften. Fachbereich Biologie der Philipps-Universit t Marburg, Marburg. pp 1-135
- Nichols, J.A. (1979) A Simple Flotation Technique for Separating Meiobenthic Nematodes from Fine-Grained Sediments. Transactions of the American Microscopical Society, Vol. 98, No. 1 (Jan., 1979), pp. 127-130
- Niemann, R. (1992) Untersuchungen zur Nematodenfauna der M nsterschen Aa. Diplomarbeit, M nster. pp 1-176
- Niemann, R., Arens, M., Koczwara, K. & Sturhan, D. (1996) Untersuchungen  ber die Eignung von Nematoden zur G tebewertung von Flie gew ssern. *Mitteilungen der Biologischen Bundesanstalt Land- Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem* 317, 195-208.
- Obach, M. (2003) Zuverl ssigkeit der Prognosen von hybriden Neuronalen Netzwerken und ihre Visualisierung mit Anwendungen in der Limnologie. Dissertation GHK Kassel, Dissertation.de - Verlag im Internet, 158 pp.
- Oca a, A. & Picazo, J. (1991) Study on nematode species encountered in the Monachil River (Granada, Spain): Response to organic pollution. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung f r Limnologie* 24, 2729-2737.
- Odum, H.T. (1957) Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol Monogr* 27, 55-112.
- Osche, G. (1952) Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis* (Nematoda). *Zoologische Jahrb cher Systematik* 81, pp. 190-280
- Otto, A. (1989) Projektbeispiel Holzbach - Sanierung eines anthropogenen Erosionsbaches. In: DRL (Deutscher Rat f r Landespflege) (ed.) - Wege zu naturnahen Flie gew ssern - Gutachterliche Stellungnahme und Ergebnisse eines Kolloquiums des Deutschen Rates f r Landespflege. *Schriftenreihe des Deutschen Rates f r Landespflege* 58, 725-893
- Otto, A. (1992) Grundlagen und Grunds tze zur Landschafts- und naturgerechten L sung von Erosionsproblemen an Mittelgebirgsb chen. Kreisverwaltung Neuwied. In: Kern K. (ed.) - Grundlagen naturnaher Gew ssergestaltung - Geomorphologische Entwicklung von Flie gew ssern. Springer-Verlag Berlin - Heidelberg - New-York pp. 69-196
- Otto, A. (1993) Leitgedanken f r die Sanierung von Flie gew ssern am Beispiel der Lahn in Rheinland-Pfalz. In: Wolf, P. (ed.) -  kologische Gew ssersanierung im Spannungsfeld zwischen Natur und Kultur - Kurzfassungen der Referate. Fachgebiet Siedlungswasserwirtschaft Universit t - Gesamthochschule Kassel: Wasser - Abwasser - Abfall 11, 97-108

- Overhoff, A. (1994) Probenentnahme von Sedimenten in fließenden Gewässern und Nematodenextraktion. *Phytomedizin* 24, 24-25.
- Overhoff, A. (1994b) Nematoden als Biomonitoren in Fließwassersedimenten. *Postdoktorandenprogramm der DFG - Abschlußbericht, unveröffentlicht*, 1-30; pers. Mittlg.
- Overhoff, A. (1995) Nematode fauna in a mountain stream affected by pollution (abstract). *Nematologica* 41, 328.
- Packroff, G. (1994) Die Ciliaten des Breitenbachs: faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Mittelgebirgsbach. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften. Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg, Marburg. pp 1-180.
- Packroff, G. & Zwick, P. (1998) The fauna of an unpolluted foothill stream, the Breitenbach, 2: quantitative aspects of the Ciliates (Ciliophora; Protozoa) in fine sediments. *European Journal of Protistology* 34, 436-445.
- Palissa, A.W.E.-M. & Klimt, K. (1979) Anleitung zum ökologischen Geländepraktikum. *Wissenschaftl Zentr d pädagog Hochschule Potsdam* 186 pp.
- Pehofer, H. (1989) Spatial distribution of the nematode fauna and production of three nematodes (*Tobrilus gracilis*, *Monhystera stagnalis*, *Ethmolaimus pratensis*) in the profundal of Piburger See (Austria, 913 m a.s.l.). *Int Rev gesamten Hydrobiol* 74, 135-168.
- Peneva, V., Choleva, B. & Nedelchev, S. (1997) Description of *Longidorus fagi* n. sp. (Nematoda, Dorylaimida) with an identification key to the species of the genus occurring in Bulgaria. *Systematic Parasitology* 36, pp. 115-122
- Peneva, V., Neilson, R. & Nedelchev, S. (1999) Mononchid nematodes from oak forests in Bulgaria. 1. The subfamily Anatonchinae Jairajpuri, 1969 with descriptions of *Anatonchus genovi* sp n. and *Tigronchoides quercus* sp n. *Nematology* 1, pp. 37-53
- Peralta, M. & Santiago, R.P. (1996) Nematodes of the order Dorylaimida from Andalusia Oriental, Spain - the families Leptonchidae Thorne, 1935 and Aulolaimoididae Jairajpuri, 1964. *Fundamental and Applied Nematology* 19, pp. 481-497
- Peters, L., Traunspurger, W., Wetzel, M.A. & Rothhaupt, K.-O. (2005) Community development of free-living aquatic nematodes in littoral periphyton communities. *Nematology* 7, 901-916.
- Peters, L., Traunspurger, W., Wetzel, M.A. & Rothhaupt, K.-O. (2007) Epilithic communities in a lake littoral zone: The role of water-column transport and habitat development for dispersal and colonization of meiofauna. *Journal of the North American Benthological Society* 26, 232-243
- Pfannkuche, O. & Thiel, H. (1988) Sample processing. In Introduction to the study of meiofauna. Edited by Higgins, R.P. and Thiel, H. *Smithsonian Institution Press*, Washington, DC, USA. pp 134-145.

- Pielou, E.C. (1975) Ecological diversity. *John Wiley & Sons*, New York. pp 165
- Plante, C. & Downing, J.A. (1989) Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 46, 1489-1498.
- Platt, H.M. & Warwick, R.M. (1980) The Significance of Free-living Nematodes to the Littoral Ecosystem. In *The Shore Environment*. Edited by Price, J H and Irvine D.E.G.; .F. London - Academic press. pp 729-759.
- Prejs, K. (1970) Some problems of the ecology of benthic nematodes (Nematoda) of Mikolajskie Lake. *Ekol Polska* 18, 225-242.
- Prejs, K. (1977a) The littoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophy. *Ecol pol* 25, 21-30.
- Prejs, K. (1977b) The species diversity numbers and biomass of benthic nematodes in central part of lakes with different trophy. *Ecologia Polska* 25, 31-44.
- Prejs, K. (1988) Ecology of freshwater nematodes: a review. *Wiadomości Ekologiczne* 34, 3-29.
- Prejs, K. (1993) Distribution and feeding of the predatory nematode *Anatonchus dolichurus* (Mononchoidea) in the Dokka delta (Norway) and its impact on the benthic meiofauna. *Freshwater Biol* 29, 71-78.
- Pusch, M., Fiebig, D., Brettar, I., Eisenmann, H., Ellis, B.K., Kaplan, L.A., Lock, M.A., Naegeli, M.W. & Traunspurger, W. (1998) The role of micro-organisms in the ecological connectivity of running waters. *Freshwater Biol* 40, 453-495
- Rachor, E. (1971) *Theristus (Penzancia) blandicor* (Monhysterida), eine neue Nematodenart aus dem Eulitoral der Wesermündung. *Veröff Inst Meeresforsch Bremerh* 13, 139-146.
- Raffaelli, D.G. & Mason, C.F. (1981) Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods. *Mar Poll Bull* 12, 158-163.
- Rahaman, P.F. & Ahmad, I. (1996) *Hemicycliophora dhirendri* Husain and Khan, 1967, a junior synonym of *Hemicycliophora labiata* Colbran, 1960 (Nematoda, Criconematidae). *Fundamental and Applied Nematology* 19, pp. 433-436
- Rahaman, P.F., Ahmad, I. & Jairajpuri, M.S. (1996) 3 new species of *Hemicycliophora* de Man, 1921 from India. *Nematologica* 42, pp. 24-34
- Raski, D.J. (1975) Revision of the genus *Paratylenchus* Micoletzky, 1922 and descriptions of new species. Part II of 3 parts. *Journal of Nematology* 7, pp. 274-259
- Raski, D.J. Geraert, E. (1985) New Species of *Lelenchus* Andrassy, 1954 and *Ecphyadophora* de Man (Nemata: Tylenchidae) from Southern Chile. *Nematologica* 31, pp. 244-265
- Raski, D.J. & Geraert, E. (1986a) Review of the genus *Filenchus* Andrassy, 1954 and descriptions of six new species (Nematoda : Tylenchidae). *Nematologica* 31, pp. 265-311

- Raski, D.J. & Geraert, E. (1986b) Description of two new species and other observations on the genus *Cephalenchus* Goodey, 1962 (Nemata: Tylenchidae). *Nematologica* 32, pp. 56-78
- Raski, D.J. & Luc, M. (1984) A reappraisal of the genus *Criconema* Hofmänner; Menzel, 1914 (Nematoda : Criconematidae). *Revue de Nematologie* 7, (4) pp. 323-334
- Raski, D.J. & Maggenti, A.R. (1984) Four new species of *Chronogaster* Cobb, 1913 (Nemata: Plectidae) with a key to species of the genus. *Nematologica* 30, pp. 117-130
- Reidelbach, J. & Christl, H. (2002) A quantitative investigation into the temporal and spatial variations in the emergence of adult blackflies (Diptera: Simuliidae) from the Breitenbach, a small upland stream in Germany. *Limnologica* 32, 206-235
- Remmert, H. (1989) Ökologie - ein Lehrbuch. *Springer Vlg Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo*, 4 Auf 1-370.
- Riemann, F. (1974) On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments. *Mikrofauna Meeresboden* 40, 1-15.
- Riemann, F. & Helmke, E. (2002) Symbiotic Relations of Sediment-Agglutinating Nematodes and Bacteria in Detrital Habitats: The Enzyme-Sharing Concept. *Marine Ecology* 23, 93-113.
- Riemann, F. & Schrage, M. (1978) The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia (Berl)* 34, 75-88.
- Särkkä J. (1975) Effects of the pollution on the profundal meiofauna of Lake Päijänne, Finland. *Aqua Fennica* 1975: 3-11.
- Sachs, L. (1997) Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. Springer-Verlag, Berlin.
- Santiago, R.P. & Peralta, M. (1997) The genus *Dorylaimoides* Thorne and Swanger, 1936 (Nematoda, Dorylaimida), 2. a compendium and key to the species. *Fundamental and Applied Nematology* 20, pp. 253-259
- Santiago, R.P., Peralta, M. & Siddiqi, M.R. (1993) Taxonomy of some new and known species of the genus *Tylencholaimellus* with a proposal for *Margollus* gen.n. (Nematoda, Dorylaimida). *Nematologica* 39, (2) pp. 218-233
- Sayre, R.M. & Powers, E.M. (1966) A predacious soil turbellarian that feeds on free-living and plantparasitic nematodes. *Nematologica* 12, 619-629.
- Schaefers, C., Hommen, U., Dembinski, M. & Gonzalez-Valero, J.E. (2006) Aquatic macroinvertebrates in the Altes Land, an intensely used orchard region in Germany: correlation between community structure and potential for pesticide exposure. *Environ. Toxicol. Chem.* 25, 3275-3288.
- Schälchi, U. (1993) Die Kolmation von Fließgewässersohlen: Prozesse und Berechnungsgrundlagen. Die Kolmation von Fließgewässersohlen: Prozesse und

- Berechnungsgrundlagen. VAW Mitteilungen 128. Eidgenössische technische Hochschule, Zürich. pp 1-237
- Schiemer, F. (1975) Nematoda. In Ecological aspects- of used-water treatment 1: The organisms and their ecology. Edited by Curds C.R. and Hawkes H.A. Academic Press, New York - London. pp 269-289.
- Schiemer, F. (1978) Verteilung und Systematik der freilebenden Nematoden des Neusiedlersees. *Hydrobiologia* 58, 167-194.
- Schiemer, F. (1982) Food dependence and energetics of freeliving nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* (Nematoda) at different levels of food supply. *Oecologia* (Berlin) 54, 108-121
- Schiemer, F. (1984) *Theristus franzenbergi* n.sp., a groundwater nematode of marine origin from the Danube. *Archiv für Hydrobiologie* 101, 259-263.
- Schiemer, F. & Duncan, A. (1974) The oxygen consumption of a freshwater benthic Nematode, *Tobrilus gracilis* (Bastian). *Oecologia (Berl)* 15, 121-126
- Schiemer, F., Löffler, H. & Dollfuß, H. (1969) The benthic communities of Neusiedler See (Austria). *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 17, 201-208.
- Schmid-Araya, J.M. (1997) Temporal and spatial dynamics of Meiofauna assemblages in the hyporheic interstitial of a gravel stream. In Groundwater/surface water ecotones: biological and hydrological interactions and management options. Edited by Gilbert J., Mathieu J. and Fourier F. International Hydrology series., Cambridge, pp 29-36.
- Schmidt, J., Borchardt, D., Ibisch, R., Bohle, H.-W. (2008) Colmation and decolmation processes in the hyporheic zone driven by meiobenthos: results from continuous direct measurements in the River Lahn (Germany). *Fundamental and Applied Limnology* (in press)
- Schmidt-Kloiber, A. & Nijboer, R.C. (2004) The effect of taxonomic resolution on the assessment of ecological water quality classes. *Hydrobiologia* 516, (1-3) pp. 269-283
- Schneider, W. (1922) Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen nebst Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schalsees. *Archiv für Hydrobiologie* 13, 696-752.
- Schneider, W. (1925) Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen nebst Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schalsees. *Archiv für Hydrobiologie* 15, 536-582.
- Schneider, W. (1939) Freilebende und pflanzenparasitische Nematoden. In Die Tierwelt Deutschlands. *G Fischer-Vlg, Jena* 36, 1-260.
- Schwank, P. (1985) Differentiation of the coenosis of helminthes and annelida in exposed lotic microhabitats in mountain streams. *Archiv für Hydrobiologie* 103, 535-543.
- Schulz, E. (1935) Die Orientierung des Nematodenkörpers und die halbsessile Lebensweise der freilebenden Nematoden. *Zoologischer Anzeiger* 111, 122-131.

- Schwarze, J. (1990) Grundlagen der Statistik I - Beschreibende Verfahren. Verlag Neue Wirtschaftsbrieft, Herne-Berlin.
- Schwörbel, J. (1987) Einführung in die Limnologie. UTB / Gustav Fischer, Stuttgart. pp 269
- Seinhorst, J.W. (1959) A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica* 4, 67-69
- Sher, S.A. (1961) Revision of the Hoplolaimidae (Nematoda) I. Classification of nominal genera and nominal species. *Nematologica* 6, pp. 155-169
- Sher, S.A. (1963) Revision of the Hoplolaimidae (Nematoda) III. *Scutellonema* Andrassy, 1958. *Nematologica* 9, pp. 421-443
- Sher, S.A. (1965) Revision of the Hoplolaimidae (Nematoda) V. *Rotylenchus* Filipjev, 1936. *Nematologica* 11, (2) pp. 173-198
- Sher, S.A. (1966) Revision of the Hoplolaimidae (Nematoda) VI *Helicotylenchus* Steiner, 1945. genus *Hirschmanniella* Luc; Goodey, 1963 (Nematoda : Tylenchoidea). *Nematologica* 12, pp. 1-56
- Sher, S.A. (1968) Revision of the genus *Hirschmanniella* Luc; Goodey, 1963 (Nematoda : Tylenchoidea). *Nematologica* 14, pp. 243-275
- Siddiqi, M.R. (1965) *Criconemoides criticola* n. sp. (Nematoda: Criconematidae), with a redescription of *Criconema murrayi* (Souther, 1914). *Nematologica* 11, (2) pp. 239-243
- Siddiqi, M.R. (1980) Six new species of *Coslenchus* Siddiqi, 1978 (Nematoda: Tylenchidae). *Nematologica* 26, 432-447.
- Siddiqi, M.R. (1986) Tylenchida. Parasites of plants and insects. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, U.K, pp. 1-647.
- Siddiqi, M.R. & Goodey, J.B. (1963) The status of the genera and subfamilies of the Criconematidae (Nematoda); with a comment on the position of *Fergusobia*. *Nematologica* 9, pp. 363-377
- Siegel, S. (1956) Nonparametric Statistics for the behavioural sciences. pp. 1-312.
- Sievert, A. (1993) Untersuchungen zur Nematodenfauna von Stillgewässern. Staatsexamenarbeit, Münster. pp 1-103
- Smant, G., Satokkermans, J., Yan, Y., de Boer, J.M., Baum, T., Wang, X., Hussey, R.S., Davis, E.L., Gommers, F.J., Henrissat, B., Helder, J., Schoots, A. & Bakker, J. (1998) Endogenous cellulases in animals: Isolation of β 1,4-endoglucanase genes from two species of plant-parasitic cyst nematodes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95, 4906-4911.
- Snow-Ashbrook, J. & Erstfeld, K.M. (1998) Soil nematode communities as indicators of the effects of environmental contamination with polycyclic aromatic hydrocarbons. *Ecotoxicology* 7, 363-370.
- Sohlenius, B., Persson, H. & Magnusson, C. (1977) Distribution of root and soil nematodes in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Ecol Bull* 25, 340-347.

- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) Biometry. *WH Freeman; Company, New York*, 887 pp.
- Stefanski, W. (1916) Die freilebenden Nematoden des Inn, ihre Verbreitung und Systematik. *Zoologischer Anzeiger* 46, 363-384.
- Stefanski, W. (1938) Les Nematodes libres des lacs des Tatra polonaises leur distribution et systématique. *Archiv für Hydrobiologie* 33, 585-687.
- Steyaert, M., Garner, N., vanGansbeke, D. & Vincx, M. (1999) Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 253-264.
- Stock, P. & Kaya, H.K. (1996) A Multivariate Analysis of Morphometric Characters of Heterorhabditis Species (Nemata: Heterorhabditidae) and the Role of Morphometrics in the Taxonomy of Species of the Genus. *The Journal of Parasitology*, 82 (5) pp. 806-813
- Stock, S.P., Choo, H.Y. & Kaya, H.K. (1997) An entomopathogenic nematode, *Steinernema monticolum* sp.n. (Rhabditida, Steinernematidae) from Korea with a key to other species. *Nematologica* 43, 15-29.
- Straatsma, G. (1977) Oriënterend onderzoek naar de bruikbaarheid van Nematoden bij de beoordeling van de waterkwaliteit van laaglandbeken. *Verslag afd Natuurbeheer LUW (Landbouwwuniversiteit Wageningen)* 432, 25 pp.
- Strayer, D.L., May, S.E., Nielsen, P., Wollheim, W. & Hausam, S. (1997) Oxygen, organic matter, and sediment granulometry as controls on hyporheic animal communities. *Arch Hydrobiol* 140, 131-144.
- Susulovsky, A.S. (1988) A new species of predatory nematodes from the Genus *Iotonchus* (Mononchidae). *Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad* 180, pp. 80-81
- Tarjan, A.C. & Weischer, B. (1965) Observations on some Pratylenchinae (Nemata), with additional data on *Pratylenchoides guevarai* Tobar Jiménez, 1963 (Syn: *Zygotylenchus Browni* Siddiqi, 1963 and *Mesotylus gallicus* de Gurian, 1964). *Nematologica* 11, (3) pp. 432-440
- Ter Braak, C.J.F. (1996a) Unimodal models to relate species to environment. DLO-Agricultural mathematics Group, Wageningen. pp 1-264
- Ter Braak, C.J.F. (1996b) Chapter 7: Partial Canonical Correspondence Analysis. In Unimodal models to relate species to environment. Edited by Ter Braak C.J.F. DLO-Agricultural mathematics Group, Wageningen. pp 83-92.
- Ter Braak, C.J.F. (1996) Chapter 13: Permutation versus bootstrap significance tests in multiple regression and ANOVA. In Unimodal models to relate species to environment. Edited by Ter Braak C.J.F. DLO-Agricultural mathematics Group, Wageningen. pp 217-223.
- Ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C.P. (1988) A theory of gradient analysis. *Adv Ecol Res* 18, 271-318.

- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. (2002) Canoco 4.5 - Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's guide - Software for canonical community ordination (Version 4.5). Biometrics, Wageningen and Cesce Budejovice. pp 1-500
- Ter Braak, C.J.F. & Verdonschot, P.F.M. (1995) Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57, 255-289.
- Thorne, G. & Swanger, H.H. (1936) A monograph of the nematode genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g. and *Pungentus* n. g. *Capita Zool* 6, (4) pp. 223 pp
- Traunspurger, W. (1985) Ökologische und systematische Untersuchungen der Nematodenfauna im Litoral des Königsees. *Diplomarbeit LMU München*, 1-137.
- Traunspurger, W. (1989) Systematik und Ökologie der Nematoda des Königsees. *Dissertation der Ludwig-Maximilians-Universität München*: 1-305.
- Traunspurger, W. (1991a) Das Meiobenthos des Königsees. Systematische und ökologische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung der Nematoda. *Nationalpark Berchtesgaden: Forschungsbericht* 22, pp. 1-129
- Traunspurger, W. (1991b) Das Meiobenthos des Funtensee, Grünsees und Schwarzensees. Quantitative Erfassung unter besonderer Berücksichtigung der Nematoda. *Nationalpark Berchtesgaden: Forschungsbericht* 22, 130-152.
- Traunspurger, W. (1996a) Distribution of benthic nematodes in the littoral of an oligotrophic lake (Königssee, National-Park Berchtesgaden, FRG). *Arch Hydrobiol* 135, 393-412
- Traunspurger, W. (1996b) Distribution of benthic nematodes in the littoripfundal and profundal of an oligotrophic lake (Königssee, Nationalpark Berchtesgaden, FRG). *Arch. Hydrobiol.* 135, 557-575.
- Traunspurger, W. (1996c) Autecology of *Monhystera paludicola* de Man, 1880 - seasonal, bathymetric and vertical-distribution of a free-living nematode in an oligotrophic lake. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 81, 199-211.
- Traunspurger, W. (1997a) Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake. *Vie et Milieu* 47, (1) 1-7
- Traunspurger, W. (1997b) Distribution, seasonal occurrence and vertical pattern of *Tobrilus gracilis* (Bastian, 1865) and *T. medius* (Schneider, 1916). *Nematologica* 43, 59-81.
- Traunspurger, W. (2000) The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biology* 44, 29-45.
- Traunspurger W. & Bergtold M. (2006) Patterns in the size structure of freshwater nematode communities: The cases of lakes Königssee and Brunnsee, Germany. In: *Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy, Chapter 7*: Edited by Eyuaalem-Abebe, Andrassy I. and Traunspurger W. CAB International, Wallingford, UK. pp 132-143.
- Traunspurger, W., Bergtold, M., Ettemeyer, A. & Goedkoop, W. (2006a) Effects of copepods and chironomids on the abundance and vertical distribution of nematodes in a freshwater sediment. *Journal of Freshwater Ecology* 21, 81-90.

- Traunspurger, W., Bergtold, M. & Goedkoop, W. (1997) The effects of nematodes on bacterial-activity and abundance in a fresh-water sediment. *Oecologia* 112, 118-122.
- Traunspurger, W. & Drews, C. (1996) Vertical-distribution of benthic nematodes in an oligotrophic lake - seasonality, species and age segregation. *Hydrobiologia* 331, 33-42.
- Traunspurger, W., Michiels, I.C. & Eyualem-Abebe (2006b) Composition and distribution of free-living aquatic nematodes: global and local perspectives. *E Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy, Chapter 3*: Edited by Eyualem-Abebe, Andr  ssy I. and Traunspurger W. CAB International, Wallingford, UK. pp 46-76.
- Tsalolikhin, S.Y. (1983) Nematody semeistva Tobrilidae i Tripylidae mirovoi faune. *Leningrad (UdSSR), Nauka, Leningradskoe Otdelenie*, pp. 1-232; Manuskript   bersetzt durch Rosanne D'Aprile Johnson f  r Dr. D. Hope.
- Tsalolikhin, S.J. (1991) Notes on the genus *Epitobrilus* Tsalolikhin, 1981 (Nematoda, Tobrilidae). *Nematologica* 37, 122-122.
- Tsalolikhin, S.I. (1992) Notes on the revision of the Tobrilidae (Nematoda, Enoplida). *Zoologicheskii Zhurnal* 71, 136-137.
- Tumbiolo, M.L. & Downing, J.A. (1994) An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Mar Ecol Prog Ser* 114, 165-174.
- Uhlig, G. (1964) Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen, mesopsammalen Mikrofauna. *Helgol  nder Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 11, 78-185.
- Uhlig, G., Thiel, H. & Gray, J.S. (1973) The quantitative Separation of Meiofauna. A Comparison of Methods. *Helgol  nder Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 25, 173-195.
- Van Den Brink, P.J., Van Donk, E., Gylstra, R., Crum, S.J.H. & Brock, T.C.M. (1995) Effects of chronic low concentrations of the pesticides chlorpyrifos and atrazine in indoor freshwater microcosms. *Chemosphere* 31, 3181-3200.
- Van den Brink, P.J. & Ter Braak, C.J.F. (1998) Multivariate analysis of stress in experimental ecosystems by Principal Response Curves and similarity analysis. *Aquatic Ecology* 32, 163-178.
- Van den Brink, P.J. & Ter Braak, C.J.F. (1999) Principal Response Curves: analysis of time-dependent multivariate responses of a biological community to stress. *Env Toxicol Chem* 18, 138-148.
- Van den Brink, P.J., van den Brink, N.W. & Ter Braak, C.J.F. (2003) Multivariate analysis of ecotoxicological data using ordination: demonstrations of utility on the basis of various examples. *Australasian Journal of Ecotoxicology* 9, 141-156.
- Van den Brink, P.J., Van Donk, E., Gylstra, R., Crum, S.J.H. & Brock, T.C.M. (1995) Effects of chronic low concentrations of the pesticides chlorpyrifos and atrazine in indoor freshwater microcosms. *Chemosphere* 31, 3181-3200.

- Vanhove, S., Arntz, W. & Vincx, M. (1999) Comparative study of the nematode communities on the southeastern Weddell Sea shelf and slope (Antarctica). *Marine Ecology Progress Series* 181, 237-256.
- Vinciguerra, M.T. (1986) New and known species of *Tylencholaimus* de Man, 1876 (Dorylaimida, Nematoda) from Italian beech forests with a key to the species. *Nematol. Medit.* 14, pp. 107-116
- Vivier, M.H. (1978) Influence d'un déversement industriel profond sur la nematofaune (Canyon de Cassidaigne, Méditerranée). *Tethys, Marseille* 8, 307-321.
- Vranken, G. & Heip, C. (1986) The productivity of marine nematodes. *Ophelia* 26, 429-442.
- Vranken, G., Herman, P.M.J., Vincx, M. & Heip, C. (1986) A reevaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiologia* 135, 193-196.
- Wagner, R. (2005) Spatial, temporal and competition effects on size and weight of caddisflies (Insecta, Trichoptera) in emergence traps. *Arch Hydrobiol* 162, 383-398.
- Wagner, R., Obach, M., Werner, H. & Schmidt, H.-H. (2006) Artificial neural nets and abundance prediction of aquatic insects in small streams. *Ecological Informatics* 1, 423-430.
- Wagner, R. & Schmidt, H.-H. (2004) Yearly discharge patterns determine species abundance and community diversity: Analysis of a 25 year record from the Breitenbach. *Arch Hydrobiol* 161, 511-540.
- Wagner, R., Schmidt, H.-H. & Marxsen, J. (1993) The hyporheic habitat of the Breitenbach, spatial structure and physicochemical conditions as a basis for benthic life. *Limnologica* 23, 285-294.
- Ward, J.V. & Stanford, J.A. (1983) The intermediate-disturbance hypothesis, an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In: *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Edited by Fontaine T.D. and Bartell S.M. Ann Arbor Science, U.S.A., Ann Arbor, Michigan. pp 347-356.
- Wetzel, R.G. (2001) Limnology, Lake and River Ecosystems. 3rd edition. *Academic Press, San Diego*, 1006 pp
- White, D.C. (1979) In situ measurement of microbial biomass community structure and nutritional status. *Philosophical transactions of the Royal Society London Series A - Physical sciences and Engineering* 344, 59-67.
- White, D.C., Davis, W.M., Nickels, J.S., King, J.D. & Bobbie, R.J. (1979) Determination of the sedimentary microbial biomass by extractable lipid phosphate. *Oecologia (Heidelb.)* 40, 51-62.
- Whitehead, A.G. & Hemming, J.R. (1965) A comparison of quantitative methods of extracting small vermiform nematodes from soil. *Ann Appl Biol* 55, 25-38
- Wieser, W. (1953) Die Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark Zool* 4, 439-484.

- Wieser, W. (1959) The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound. *Limnological Oceanography* 4, 181-194.
- Witthöft-Mühlmann, A., Traunspurger, W. & Rothhaupt, K.O. (2007) Combined influence of river discharge and wind on littoral nematode communities of a river mouth area of Lake Constance. *Aquatic Ecology* 41, 231
- Wouts, W.M. & Sturhan, D. (1999) *Mesocriconema hymenophorum* sp. n. (Nematoda: Criconematidae) from forest soil in Germany. *Russian Journal of Nematology* 7, pp. 29-32
- Wouts, W.M. & Yeates, G.W. (1994) *Helicotylenchus* species (Nematoda, Tylenchida) from native vegetation and undisturbed soils in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21, (2) pp. 213-224
- Yeates, G.W. (1971) Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. *Pedobiologia* 11, pp. 173-179
- Yeates, G.W. (1994) Modification and qualification of the nematode maturity index. *Pedobiologia* 38, (2) pp. 97-101
- Yeates, G.W. Bongers, T. (1999) Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment, Amsterdam* 74, pp. 113-135
- Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W. & Georgieva, S.S. (1993) Feeding-habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25, (3) pp. 315-331
- Yeow, H.W., Finney-Crawley J.R., Lawlor J. & King I.W. (1999) Free-living nematode assemblages downstream from a pulp and paper mill in Humber Arm, Newfoundland. *Russian Journal of Nematology* 7, 95-103.
- Yuen, P.H. (1964) Four new species of *Helicotylenchus* Steiner (Hoplolaimidae : Tylenchida) and a redescription of *H. canadiensis* Waseem, 1961. *Nematologica* 10, pp. 373-387
- Zadeh, L.A. (1965) Fuzzy sets. *Information and Control* 8, 338-353.
- Zell, H. (1985) Nematoden eines Buchenwaldbodens. 5. Die Wilsonematinae (Nematoda, Araeolaimida). *Carolinea* 43, pp. 77-92
- Zell, H. (1986a) Nematoden eines Buchenwaldbodens. 6. Die Dorylaimen (Nematoda, Dorylaimida). *Carolinea* 44, pp. 91-118
- Zell, H. (1986b) Nematoden eines Buchenwaldbodens. 7. Die Teratocephalidae (Nematoda, Rhabditida). *Carolinea* 44, pp. 119-128
- Zell, H. (1987) Nematoden eines Buchenwaldbodens. 9. Die Cephaloben (Nematoda, Rhabditida). *Carolinea* 45, pp. 121-134
- Zell, H. (1991) *Hemiplectus muscorum* n.gen., n.spec. (Nematoda, Leptolaimidae). *Zoologischer Anzeiger* 226, (5-6) pp. 298-306

- Zell, H. (1993) Taxonomie und Phylogenie der Plectidae - Die Gattung *Plectus* Bastian, 1865 sensu lato (Nematode, Plectidae). Ein Beitrag zur Ökologie, Biogeographie, Phylogenie und Taxonomie der Plectidae. *Andrias* 11, pp. 1-172
- Zullini, A. (1974) The nematological Population of the Po river. *Boll Zool* 41, 183-210.
- Zullini, A. (1976) Nematodes as indicators of river pollution. *Nematol Medit* 4, 13-22.
- Zullini, A. (1982) Nematoda (specie d' Acqua dolce). In: Guide per il riconoscimento delle specie animali delle Acque interne Italiane. *Consiglio Nazionale delle Ricerche* 17, 1-117.
- Zullini, A. (1988) The ecology of the Lambro River. *Riv Idrobiologico (Italien)* 27, 39-58.
- Zullini, A. (2006) Order Triplonchida. In Freshwater Nematodes: Ecology and taxonomy, Chapter 13. Edited by Eyualem-Abebe, Andrásy I. and Traunsperger W. CAB International, Wallingford Cambridge MA. pp 293-325.
- Zullini, A. & Ricci, C. (1980) Bdelloid Rotifers and nematodes in a small Italian stream. *Freshwater Biology* 10, 67-72.
- Zwick, P. (1986) Size variation of *Leuctra prima* along a 2 km stretch of stream. *Proc 3rd Europ Congr Ent, Amsterdam*, 1, 167-170.
- Zwick, P. (1993) Ökologie von Fließgewässern. *Biologie in unserer Zeit* 23, 316-321.
- Zwick, P. (1996a) Capacity of discontinuous egg development and its importance for the geographic distribution of the warm water stenotherm, *Dinocras cephalotes* (Insecta: Plecoptera: Perlidae). *Annls. Limnol.* 32, 147-160.
- Zwick, P. (1996b) Variable egg development of *Dinocras* spp. (Plecoptera: Perlidae) and the stonefly seed bank theory. *Freshwater Biol.* 35, 81-99

9 Lebenslauf

Name: Heino Christl
 Anschrift: 2 Poplar Way
 Harrogate
 HG1 4PR
 United Kingdom
 Geburtsdatum und -ort: 03.Jan.1965, Frankfurt/Main

Beruflicher Werdegang:

Seit Februar 2006 Ökotoxikologie und Risikobewertung von Chemikalien
 für JSC international Ltd., Harrogate, United Kingdom
 Ab März 2002: Leitung von Mesocosmen- u. anderen ökotoxikologischen Studien
 für Covance Laboratories GmbH, Münster
 Ab März 2001: Betreuung aquatischer Mesocosmen-Studien der Bayer-AG im
 Pflanzenschutzzentrum Monheim
 Ab Juli 1995: Selbstständiger Gutachter für limnologische Fragestellungen
 (Quell-, Fluss und Seenökologie)
 Ab Juni 1992 Promotion an der Limnologischen Fluss-Station Schlitz mit
 Promotionsstudium an der Philipps-Universität Marburg und als
 Stipendiat der Max-Planck-Gesellschaft (Abschluss 2008)

Studium:

Januar 1992 Diplomabschluss
 November 1990 bis November 1991: Diplomarbeit in der Limnologischen Fluss-Station
 Schlitz als Stipendiat der Max-Planck-Gesellschaft
 Thema: Die Kriebelmücken (Simuliidae) des Breitenbaches - eine Emergenzstudie
 Ab WiSem 1987 Biologiestudium an der Philipps-Universität Marburg
 Ab WiSem 1986 Biologiestudium an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
 Ab WiSem 1984 Biologiestudium an der Universität Hannover (Vordiplom)
 Ab WiSem 1983 Maschinenbaustudium an der Gesamthochschule Kassel
 Juli bis Oktober 1983 Südamerikaaufenthalt (Eltern in Uruguay im Auslandsschuldienst)

Schulbildung:

03.06.1983 Abitur
 01.03.1982 bis 31.6.1983 Besuch der König-Heinrich-Schule
 in Fritzlar
 01.08.1980 bis 28.2.1982 Besuch der gymnasialen Oberstufe
 der Wigbertschule Hünfeld
 März 1973 bis 31.7.1980 Besuch der Gesamtschule Eiterfeld
 01.08.1970 Einschulung in der Deutschen Schule Jakarta, Indonesien
 (Vater im Auslandsdienst beschäftigt)

Erklärung

Ich versichere, dass ich meine Dissertation

"Die Nematoden des Breitenbachs – Struktur, Dynamik und mögliche Funktion im Ökosystem eines Mittelgebirgsbachs"

selbständig, ohne unerlaubte Hilfe angefertigt und mich dabei keiner anderen als der von mir ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe.

Die Dissertation wurde in der jetzigen oder einer ähnlichen Form noch bei keiner anderen Hochschule eingereicht und hat noch keinen sonstigen Prüfungszwecken gedient.

Harrogate, den 14. März 2008 Heino Christl